VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

В. В. Ковальский

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт геохимии и аналитической химии
имени В. И. Вернадского

В. В. Ковальский

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Очерки



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1974

УДК 550.4

Геохимическая экология. Ковальский В. В. М., «Наука», 1974 г.

В книге рассмотрены основные вопросы и идеи геохимической экологии (задачи геохимической экологии, химическая мозаичность биосферы, химический элементарный состав организмов, их реакции на геохимические условия среды и т. п.). Наряду с этим в книге приведен большой практический материал (в частности, по эндемическим болезням).

Книга рассчитана на широкий круг специалистов: биологов, географов, химиков, медиков, агрономов, ветеринаров.

Табл. 103, илл. 117, библ. 564 назв.

К $\frac{20805-113}{055(02)\text{-}74}$ 577-74

© Издательство «Наука», 1974 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В экологии изучению химических свойств среды, в которой развиваются и живут организмы, уделяется еще недостаточное внимание. Экологи считают, что внешняя среда — предмет изучения других дисциплин. Но при этом сами экологи вынуждены сожалеть о том, как много теряет экологическое изучение жизни без синхронного и локального изучения среды. В данном случае следует говорить об общем положении в экологии и особенно об отношении к факторам среды, связанным с геохимической историей местности, к так называемым геохимическим факторам среды или естественным химическим ее свойствам. Организм и среда — единая система, поэтому изучение приспособлений к среде возможно только при ее глубоком изучении. Геохимическая среда играет значительную роль в гетерогенности популяций. Естественный химический состав среды и интенсивность действующих на организм ее экстремальных факторов являются важными условиями формирования определенной структуры популяций, следовательно, условиями приспособления к среде и эволюции видов. Геохимическая экология намечает новые пути изучения этих вопросов, вытекающих из биогеохимической концепции биосферы В. И. Вернадского и представлений А. П. Виноградова о биогеохимических провинциях. Автор очерков «Геохимической экологии», основываясь на этих данных, считает, что экология — комплексная дисциплина, задачей которой служит создание общей экологической картины биосферы. Эта задача не может быть решена при современном состоянии знаний без планового получения необходимой информации.

При обсуждении проблемы уровней организации биосферы необходимо ввести добавочные категории — регионы (биогеохимические зоны) и субрегионы (биогеохимические провинции): биосфера→регионы→субрегионы биосферы→биогеоценозы→популяции→организмы. Все эти уровни необходимы для понимания биосферы, условий последовательных связей между ними и окружающей средой. Суборганизменные уровни организации жизни должны использоваться экологией для определения причинных зависимостей, процессов, механизмов этой связи на субклеточном и молекулярном уровнях.

В очерках автор приводит, в основном, результаты работы руководимых им в разное время лабораторий (Лаборатория сравнительной биохимии Института биохимии АН УССР, Лаборатория биохимии Всесоюзного института животноводства, Биогеохимическая лаборатория Института геохимии и аналитической химии им. В. И. Вернадского АН СССР); он убежден, что представленные в настоящей книге соображения являются необходимым этапом и исходными позициями для дальнейшего развития нового направления в экологии и биогеохимии — геохимической экологии.

Размеры книги не позволяют с достаточной полнотой изложить все затронутые вопросы, но автор надеется, что в недалеком будущем ему удастся отдельные вопросы, наиболее важные, представить в виде специальных монографий. Разработка всех этих вопросов направлялась еди-

ным комплексным планом и организацией исследований в разных биогеохимических зонах и провинциях СССР.

В книге использованы материалы как автора, так и работавших совместно с ним сотрудников и учеников: по геохимической экологии микроорганизмов — С. В. Летуновой, по геохимической экологии растений — Н. С. Петруниной, И. Ф. Грибовской, Н. И. Гринкевич, А. Мурсалиева, по геохимической экологии животных организмов в условиях разных биогеохимических провинций — М. А. Риша (Cu, Mo, SO_4''), И. Е. Воротницкой, Г. Г. Цой (Cu, Mo, U), Г. А. Яровой (Mo, Cu), Р. И. Блохиной (J, Co, Sr), А. Д. Гололобова (Cu, Ni), Ю. И. Раецкой, М. И. Всяких, В. С. Чебаевской, И. Г. Дружининой, Б. Малашкайте (Co), В. С. Лекарева (U, Sr), А. В. Дубинской (Mn), З. Н. Ризаева (J, Mn), М. И. Густуна, А. И. Ладана (J), Е. Н. Борисовой (Pb), А. Д. Гололобова, П. В. Лазаревича, Т. М. Каратун, А. Ю. Садыкова, Г. И. Гиреева (Cu, Mo, SO_4''), И. А. Самариной, В. Г. Хоботьева, Е. Засориной, И. И. Никитиной (Sr, Ca), А. В. Ананичева, И. А. Шаховой, Р. Д. Алтынбаевой, К. И. Плотникова (B), В. В. Ермакова (Se), Ф. М. Гаджиева (J, Cu), И. З. Зюбова (Cu, J, Co), Н. А. Климахина (F, Cr, B, Cu), В. Е. Мицыка (Co, Mn, Cu, Zn, Mo), по биогеохимии почв — Г. А. Андриановой, И. М. Голубеву, по спектральным и химическим методам анализа химических элементов — Т. Ф. Боровик-Романовой, И. Ф. Грибовской, А. Д. Гололобова.

Автор считает своим долгом выразить глубокую благодарность своим сотрудникам и ученикам, участвовавшим в этих больших экологических и биогеохимических комплексных исследованиях.

I

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Глава 1

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ И ЕЕ ЗАДАЧИ

Геохимическая экология — раздел биогеохимии и экологии — это наука о взаимодействии организмов и их сообществ с геохимической средой в биосфере, а также организмов между собой в условиях популяций, биоценозов, биогеохимических провинций и зон как структурных частей единой целой экосистемы — биосферы. Основной задачей геохимической экологии как экологии (Наумов, 1968, 1973; Шварц, 1969, 1973) служит выяснение процессов приспособлений организмов, популяций и других сообществ к условиям окружающей среды. Раскрытие экологической природы адаптаций необходимо для понимания эволюции видов (изменчивость, мутации, отбор).

О направлении, близком к этому, очевидно, говорил А. П. Виноградов (1949), когда предлагал развивать химическую экологию путем сопоставления мелких изменений, наблюдающихся у видов, с характером химической среды, с целью выявить их роль в общей эволюции фауны и флоры.

Геохимическая экология должна охватывать изучением все группы организмов, характеризующихся своими специфическими чертами — микроорганизмов, простейших, растений, животных и отдельно человека. Для разработки этих разделов необходимы специалисты — микробиологи, протистологи, ботаники, зоологи, антропологи (в широком понимании задач этой науки [1]). Экологическое изучение человека возможно лишь при учете факторов социального характера как было отмечено в заключительном докладе Межправительственной конференции экспертов ЮНЕСКО по вопросу о научных основах рационального использования и сохранения естественных богатств биосферы (Париж, 4—13 сентября 1968 г.). Эта сложная область экологических исследований находится еще в зачаточном состоянии.

Обычно экологи считают, что экология охватывает следующие уровни жизни: организменный, популяционный и биоценозный или только популяционный и биоценозный.

Геохимическая экология была бы бессильна выполнить свои основные задачи, если бы она рассматривала биологические реакции организмов на воздействие факторов среды, не раскрывая механизмы реакций и причинные связи между ними и факторами среды.

---

[1] Задачи советской антропологии в свете директив XXIII съезда КПСС.— Вопр. антропол., 25, 1967; Neue anthropologie. Hrsg. von H. G. Gadamer, P. Volger. Bd. 1—2. Stuttgart, Thieme, 1972.

Необходимость использования физиологических и биохимических методов в экологии сделалась очевидной. Возможность реализации биологических эффектов через физиолого-химические и генетические механизмы в настоящее время уже получила всеобщее признание. Роль прямого действия металлов геохимической среды в этих процессах теперь доказана. Металлы среды, как специфические факторы, участвуют в организмах в синтезах биологически активных веществ, в частности ферментов, входят в состав активных их групп или являются активаторами каталических процессов. Синтез ферментов в клетках организмов программируется генами, возможность изменений активности ферментов может быть признаком фенотипическим. Влияние экологических факторов на жизнь организмов, популяций и других сообществ может получить объяснение на суборганизменных уровнях на основании исследований органов, тканей, клеток, субклеточных структур и процессов обмена веществ методами морфологии, физиологии, биохимии, генетики. Общая теория экологии в конечном счете должна быть молекулярно-биологической теорией.

Неправильно думать, что изучение жизни на уровне организмов дело морфологических и физиологических наук, но не экологии, так как экология с этой точки зрения имеет своей задачей изучение жизни на уровне популяций и биоценозов. Но ведь популяции и биоценозы состоят из организмов, а связи между ними в популяциях и других сообществах определяются не только особенностями последних (их структурой, эволюцией), здесь наблюдается также и несомненная зависимость их свойств от индивидуальных особенностей организмов. Популяция не является суммой однородных организмов. Популяция — система разнородная, гетерогенная, хотя и состоит из особей одного вида. Характер разнородности организмов в популяции может быть изучен только на уровне индивидуумов. Индивидуальная изменчивость (Loeb, 1945; Williams, 1960; Ковальский, 1941, 1965; Kovalsky, 1973) особей популяции — важнейшая проблема экологии, морфологии, физиологии, биохимии и генетики.

Изучение надорганизменных уровней жизни также не может быть задачей только экологии. Эти вопросы решаются экологией совместно с физиологией и биохимией (учение о поведении—инстинкты, рефлексы не сами по себе, а как формы индивидуального осуществления животных организмов в условиях популяций, биоценозов, биогеохимических провинций; этология, как специальная экологическая дисциплина о взаимодействии между организмами; разработка биохимией и физиологией вопросов о химических сигналах — и проч.). Но физиология и биохимия не могут подменить собой экологию. Здесь необходима комплексность исследований. Морфология, физиология, биохимия и генетика обогащают экологию, расширяют возможности экологического познания биосферы. Они позволяют экологии выйти на новые пути и охватить живую природу и ее связь со средой, как целое. Другие научные дисциплины, кроме экологии, такие задачи не ставят.

При экологических исследованиях нельзя рассматривать организменный, популяционный, и биоценозный уровни, как и уровни жизни в биогеохимических провинциях и зонах, как независимые, самостоятельные. Они связаны в единую систему жизни. Организм с его индивидуальными свойствами берется из популяции, биоценозного сообщества, или из биогеохимической провинции, которые накладывают на организм особенность свойств надорганизменных систем.

В наше время все большее значение приобретает в развитии научного познания биосферы содружество смежных дисциплин. На совещании по сравнительной биохимии, организованном автором этой книги в 1939 г. в г. Киеве, В. И. Вернадский в своей речи, рассматривая этот вопрос, сказал, что истинная наука рождается там, где специалист выходит за грани своей специальности. Автор считает, что эти слова можно отнести к изучению вопросов экологии. В развитии этой науки в наши дни все

больше намечаются связи с другими дисциплинами. Методы и достижения этих дисциплин (например, таких разделов биологических наук как систематика, морфология, анатомия, гистология, цитология, физиология, биохимия, генетика, эмбриология и проч.) могут быть использованы для решения экологических вопросов на популяционном и биоценозном уровнях, и для объяснения механизмов экологических реакций путем исследований жизни на суборганизменных уровнях.

Каждая из этих научных дисциплин может ставить частные экологические задачи в своей специальной области, что позволяет выделить даже направления работ, как научные дисциплины — экологическая физиология, экологическая генетика и пр.

Экология как наука об общих законах жизни организмов, популяций и других сообществ, организующихся в естественной среде, не только имеет описательный и экспериментальный характер, но она должна и использовать методы и достижения различных биологических наук с целью всесторонних обобщений и выяснения экологических свойств организмов, позволяющих понять целостность экосистем биосферы.

Свойства внешней среды определяются как степенью интенсивности действия отдельных факторов, так и их большим числом комбинаций: температуры, влажности, инсоляции, естественного содержания в ней разнообразных химических соединений. Геохимическая экология не может не учитывать сложность свойств окружающей среды и производит сравнительное изучение экологической роли геохимических факторов, подбирая также необходимые условия для контрольных исследований. Физические факторы среды изучаются давно и значительно шире химических. Естественные химические свойства окружающей среды определяются геохимической историей местности и химическим составом почвообразующих пород. Почвообразовательный процесс развивается на геохимической основе в условиях определенного климата. В почвах и природных водах содержатся, вероятно, все известные химические элементы, особенно способные давать водорастворимые соединения. Многие химические элементы содержатся также в воздухе (медь, цинк, никель, свинец, стронций, йод, бром, бор и т. д.), и это может иметь в определенных случаях биологическое значение.

Химические элементы содержатся в почвах и водах не только в виде минеральных соединений. Они образуют множество органических комплексов за счет соединений, возникающих в результате разложения отмирающих организмов, особенно за счет соединений, выделенных в почву в процессе жизнедеятельности корневой системой растений, почвенными микроорганизмами, почвенной и наземной фауной. Неправильно думать, что возникновение форм соединений химических элементов в почве — процесс, идущий только за счет отбросов организмов, за счет выделения ими конечных продуктов обмена веществ. Между корневой системой растений, например, и химическими веществами почвы устанавливаются эволюционно сложившиеся взаимоотношения. В одних и тех же почвенных условиях одни виды растений выделяют в почву органические вещества, образующие с химическими элементами почвы растворимые комплексы, другие — нерастворимые или слабо усваиваемые комплексы. Такими сложными могут быть условия различного концентрирования растениями одного и того же химического элемента на одной и той же почве. Эти условия могут определяться процессами, идущими вне живого организма, в почве, но на основе сложных процессов адаптации организма к химическим факторам среды. В подобных случаях выявляется биогеохимическая природа превращения почвенных соединений химических элементов, и возникает большое число еще мало изученных форм соединений микроэлементов — комплексов металлов. Эти процессы образования комплексов металлов в почве зависят от вида растений, условий климата, от почвенных условий биогеохимических зон (регионы биосфе-

ры) и биогеохимических провинций (субрегионы биосферы). Несомненно, что существует географическая изменчивость этих процессов, связанных с физиологией питания растений. Но проблема эта носит экологический характер и может быть решена при учете и понимании геохимических условий среды. Естественные химические факторы внешней среды (геохимические факторы) оказывают большое влияние на расселение организмов, на процессы обмена веществ, роста, воспроизводства, формирования морфологических признаков, на генетическую структуру и неоднородность популяций.

В конечном счете, в основе любых реакций организмов и их популяций лежат изменения обмена веществ. Прямое влияние геохимической среды, ее химических элементов на организмы, определяется точкой приложения химических элементов к обменным процессам. Например, в случаях повышенного содержания в среде меди — увеличивается активность или синтез медьсодержащих ферментов, повышается интенсивность окислительных процессов, в случаях понижения содержания меди — обратные явления; повышенное содержание в среде молибдена вызывает у животных организмов усиление синтеза фермента ксантиноксидазы и превращение ксантина и гипоксантина в мочевую кислоту; при повышенном содержании в среде кобальта в желудочно-кишечном тракте увеличивается синтез микрофлорой витамина B_{12}, оказывающего большое влияние на обменные процессы в организме. Подобных примеров можно привести много.

Изучение точек приложения химических элементов среды к обменным процессам не должно ограничиваться только обычным определением изменений активности ферментов. Значительно важнее для определения ферментных адаптаций изучение динамики изменений активности при изменении условий среды, при моделировании процесса — например, только таким способом могут быть поняты значительные различия свойств фосфатазы кости и хрящевой ткани животных из стронциевых провинций и при нормальном содержании стронция в среде. Наибольший интерес представляет раскрытие механизмов действия металлов: сопоставление активности ферментов с вхождением металлов в молекулу фермента или субстрата, отделение металла от фермента, замена одного металла другим в связи с изменением содержания металла в среде. Такие работы, необходимые для развития геохимической экологии, методически трудны, так как связаны с препаративным выделением и очисткой подобных биологически активных соединений. При экологических исследованиях адаптаций нелегко накопить необходимое количество материала для химических аналитических работ, но полученные при этом результаты могут дать глубокие обоснования роли геохимических факторов среды в жизнедеятельности организмов, в приспособлении их к условиям среды. Очень важным является также и определение роли металлов в синтезе ряда гормонов и витаминов. В случаях, когда концентрация определенных химических элементов в среде достигает больших величин или, наоборот, наблюдается значительный недостаток их, обмен веществ разлаживается, наступают дисфункции, организм не в состоянии отрегулировать обменные процессы, возникают эндемические заболевания растений и животных, увеличивается отход животных, обостряется естественный отбор. Эндемические заболевания, вызываемые недостатком или избытком в среде тех или других микроэлементов, поражают растения, животных и человека. Чувствительность отдельных организмов к различным степеням недостатка или избытка химических элементов, верхние и нижние их пороговые концентрации определяют степень поражения популяции эндемическим заболеванием (эндемический зоб при недостатке йода, или йода и одновременно кобальта, меди; атаксия, депигментация шерсти при недостатке меди; гипо- или авитаминоз B_{12} при недостатке кобальта; остео- и хондродистрофии при избытке стронция и недостатке кальция;

энтериты при избытке бора и др.). Изменчивость чувствительности к различным концентрациям микроэлементов в среде позволяет определить фенотипическую структуру популяций и выявить в них группы особей с различной чувствительностью к экстремальным естественным химическим факторам среды. Такие группы особей, характеризующие экологическую неоднородность популяции, обнаружены в популяциях сельскохозяйственных животных, например овец, при различном содержании в среде кобальта, меди, молибдена, стронция и других химических элементов, а также в популяциях растений и микроорганизмов при повышенных или пониженных концентрациях бора, селена и других веществ.

Геохимические факторы среды, нормальное содержание, избыток или недостаток в ней химических элементов имеют большое значение в жизни различных групп организмов — микроорганизмов, растений, животных, в том числе домашних, и человека. Изучение этих вопросов привлекло в последние десятилетия внимание не только биогеохимиков и экологов, но и физиологов, биохимиков, генетиков, а также медиков и ветеринаров, зоотехников, агрохимиков и фитопатологов. Эта область имеет свою специфику. Она охватывает характеристику экологических ниш, взаимную связь естественных химических элементов среды с живыми организмами, с основными проявлениями их жизнедеятельности, с их численностью, биомассой, ролью в миграции химических элементов в биосфере, морфологической и химической изменчивостью организмов. Значение имеют и вопросы приспособляемости организмов к различным концентрациям химических элементов в среде, изоляции в условиях действия экстремальной геохимической среды, естественного отбора, процессов видообразования, эволюции организмов. Все это привело к развитию нового раздела экологии и биогеохимии — геохимической экологии (Ковальский, 1957, 1958, 1962, 1963 а, б, 1964 а, б, 1965 б, 1967, 1968 а, б, 1969, 1971, 1973).

Геохимическая экология, имея свои особые задачи, отличающие ее от других разделов экологии, сложилась как комплексная дисциплина, охватывающая своим исследованием различные стороны внешней среды и различные проявления жизнедеятельности организмов, изучаемые отдельными специальными науками и их разделами (например, химия почв, вод, морфологическая изменчивость организмов, изменчивость обмена веществ, металлоферменты, патология растений и животных организмов, эндемические болезни, биогеохимическое районирование как новая система районирования, основанная на изучении изменчивости биогеохимической пищевой цепи). Поэтому организация исследовательских групп — лабораторий геохимической экологии представляет определенные трудности. Для полного охвата подлежащих исследованию явлений необходимо иметь в таких лабораториях специалистов разнообразных областей естествознания.

Большое научное значение имеет и развитие экспериментальной геохимической экологии, задачей которой служит моделирование природных явлений. Особенно интересные данные получены при моделировании экстремальных геохимических условий. Это направление сейчас успешно разрабатывается. Наблюдаемые в естественных условиях корреляции между геохимическими факторами среды и биологическими реакциями организмов во многих случаях не могут быть основанием для установления между ними причинных зависимостей и поэтому на них не всегда следует строить научные доказательства. В условиях же моделирования явлений, эксперимента, путем подбора и комбинации действующих факторов и появляющихся биологических реакций можно выявить причины тех или иных явлений. Следует сказать, что в области экспериментальной геохимической экологии достигнуты некоторые успехи, но этого еще пока недостаточно.

Представляют интерес исследования микроорганизмов, взятых в различных естественных геохимических условиях и культивированных в мо-

дельных опытах в лабораторных условиях на специально программированных средах. Это помогает выявить закономерности адаптации микроорганизмов к различным концентрациям химических элементов, установить возможность образования новых наследственных форм в экспериментальных условиях и генетическую трансформацию признаков, характеризующих штаммы микроорганизмов, адаптированных к нормальным, высоким или низким концентрациям металлов.

Экспериментальная геохимическая экология растений располагает многими сведениями о коррелятивных зависимостях между их изменчивостью и факторами геохимической среды. На животных удалось воспроизвести реакции, наблюдаемые в природных условиях при недостатке меди, избытке молибдена и при различных соотношениях этих элементов, а также при недостатке цинка, йода и одновременно кобальта или марганца, при избытке стронция, селена, кобальта и других элементов. Подобный анализ явлений в условиях моделирования позволяет установить причинные зависимости между геохимическими факторами среды и реакциями животных организмов.

Интересный материал собран также при изучении вопроса о жизни растений на отвалах, «хвостах» — отбросах рудной промышленности, обогащенных определенными химическими элементами. В этих случаях наблюдаются значительные изменения морфологии растений и, по-видимому, наряду с признаками деградации и вымирания отдельных форм, возможны процессы видообразования. Учитывая различную давность отвалов, можно проследить на них процесс почвообразования, заселение почв организмами, формирование популяций и биоценозов и эволюцию адаптаций к экстремальным условиям геохимической среды.

Бо́льшой интерес представляет исследование роли микроудобрений отдельными элементами или их комбинациями в изменчивости физиологических функций растений и почвенной микрофлоры. Исследования, проводимые в этих направлениях, близки задачам экспериментальной геохимической экологии, но могут рассматриваться и экологической химией, которая изучает влияние «химизации», искусственных химических воздействий, загрязняющих биосферу, но включает, в основном, изучение действия на организмы в токсических концентрациях таких веществ, как пестициды, гербициды, дефолианты, а также соединений ртути, кадмия, свинца и др. К химической экологии не следует относить область сложных биологических приспособлений организмов к взаимоотношениям между отдельными организмами и видами к жизни в сообществах (популяции, биогеоценозы), основанным на выработке организмами в процессе филогенеза естественных химических соединений привлекающих, отпугивающих, ядовитых и др., имеющих сигнальное значение. Это направление в экологических исследованиях может быть отнесено к области экологической биохимии [1].

Экология, в том числе геохимическая, должна учитывать эволюционную сторону вопроса. Задачей ее в этом случае является выяснение процессов приспособления организмов, популяций и их сообществ к условиям жизни. Делается все больше попыток выявить генетические и биохимические механизмы адаптаций. Это очень важное направление, захватывающее различные разделы экологии, в настоящее время почти единственный путь, на котором можно ожидать углубления наших знаний об адаптациях, раскрытии и понимания их механизмов.

Предметом изучения экологии должен быть организм, взятый в его среде. Химические связи любого организма со средой в биосфере осу-

---

[1] Chemical ecology. Ed. A. Sondheimer A. J. B. Simeone. Siracuse University. N. Y., 1970: Hormones and the environment. Ed. G. K. Benson, J. G. Philips, Cambridge, Camb. University Press, 1970; *Erecman S. K.* Odor and the environment. Ann. N. Y. Acad. Sci., N 1, 1959.

ществляются только через биогеохимические пищевые цепи организмов — химические элементы почвы, воды, воздуха, но зависят от адаптации организмов к среде, от развития популяций и биоценозов (сообществ различных видов животных организмов, растений и микроорганизмов).

Сообщества — надорганизменные уровни жизни — их структура и функции в биосфере зависят от геохимической среды, от концентрации и соотношения химических элементов в среде. В условиях повышенной или пониженной концентрации химических элементов в среде поселяются в определенной степени специфичные виды, характеризующие биоценоз или субрегион биосферы, в популяциях этих видов выявляются организмы в разной степени устойчивые к геохимическим экстремальным факторам среды. Эти изменения чувствительности к химическим факторам среды могут, очевидно, иметь наследственную природу (аллелотип) и развивающиеся на ее основе фенотипические проявления. Поэтому в популяции изменения обмена веществ, нарушения его и даже патологические расстройства наблюдаются только у некоторого числа особей. Это определяется структурой популяции, степенью ее приспособленности к среде, действием отбора. Разнообразием экологических условий поддерживается генетическая разнородность этих сообществ, обогащается их генофонд. Популяцию можно рассматривать как видовое живое вещество, выполняющее в биосфере биогеохимическую роль, осуществляющее биогенную миграцию атомов. Роль видового живого вещества в биосфере зависит от численности вида, его биомассы, энергии размножения организмов, геохимической энергии и степени адаптации вида к условиям среды.

Живое вещество биогеоценоза (или биоценоза) объединяет в себе живое вещество популяций разных видов микроорганизмов, растений и животных. Его роль в миграции химических элементов в биосфере является более сложной, чем популяции, и более трудно определяемой. Биомасса организмов в популяциях и биогеоценозах, а также энергия их размножения и обмена веществ изменчива в зависимости от метеорологических условий, особенно в зависимости от времен года. Поэтому большое значение при определении биогенной миграции химических элементов в биосфере приобретает количественное изучение биологических сезонных циклов (Базилевич, Родин, 1969).

Биосфера, как целое, образует единую экологическую систему нашей планеты — Земли. Она представляет собой оболочку Земли, в которой сконцентрировано живое вещество планеты. Биосфера состоит из верхней части литосферы и простирается в глубину на расстояние около 3 *км*, всей гидросферы — простирается на глубину до 12 *км* — и нижних слоев атмосферы (тропосферы) — в высоту до 10—15 *км*. Солнечная энергия, поступающая на Землю, используется биосферой для развития жизни.

Хлорофилл растений поглощает солнечную энергию и превращает ее в химическую при биогенном синтезе органических веществ (фотосинтез). Органические вещества растительной пищи в организме животных в процессе обмена веществ постепенно распадаются на более простые соединения. При этом высвобождается энергия, необходимая для разнообразных функций жизнедеятельности — обмена веществ, движения, нервной и выделительной деятельности и пр.

В течение года биомасса растений поглощает около $1{,}7 \cdot 10^{18}$ *ккал* энергии из доходящих до Земли $5{,}5 \cdot 10^{20}$ *ккал* солнечной энергии, т. е. растения используют для фотосинтеза ничтожную часть этой энергии — только 0,2—0,5%, не больше 1%. Процессы фотосинтеза дают на суше ежегодно $1{,}5 \cdot 10^{10}$—$5{,}5 \cdot 10^{10}$ *т* растительной биомассы, а в морях и океанах в процессе фотосинтеза образуется в 5—6 раз большее количество органической массы, чем на суше. Огромная масса живого вещества Земли, исчисляемая по расчетам Вернадского сотнями биллионов тонн, состоит из 500 тыс. видов растений и около 2 млн видов животных, но

биомасса животных суши составляет менее 1% растительного живого вещества. Трудно подсчитать массу микроорганизмов Земли, но для почвы она, вероятно, достигает порядка многих миллиардов тонн.

Солнечная энергия — источник синтеза на Земле живого вещества, которое находится в постоянном обмене с геохимической средой. Ежегодно на суше образуется и разрушается 10—55 млрд *т* органического вещества. При этом большинство химических элементов, частично азот, аккумулируется в почве, кислород же, углерод (в виде углекислого газа) и водород, в конечном счете, выделяются в газообразном состоянии. В массе живого вещества Земли содержится огромное количество химических элементов, вовлеченных в биогенную миграцию и иллюстрирующих, частично, геохимическую энергию организмов Земли, это около 7 биллионов *т* кислорода, 1,8 — углерода, 1 — водорода, по 300 млрд *т* азота и калия, 200 — кремния, 500 млрд *т* кальция, по 20 млрд *т* натрия и хлора, 40— магния, 10 — железа, 70 — фосфора, 50 — серы, 5 млрд т алюминия, по 1 млрд *т* бора, марганца и тория, 2 млрд *т* стронция, 3 — бария, 800 млн *т* титана, по 500 млн *т* хрома, рубидия и цинка, 200 млн *т* меди, 100 — ванадия, 150 — брома, около 150 — германия, по 10 млн *т* лития, цезия, молибдена и йода, по 50 млн *т* никеля и свинца, 20 — кобальта, 30 — мышьяка, более чем по 1 млн *т* селена, кадмия, урана, сотни тысяч тонн ртути, десятки тонн радия.

Все химические элементы, входящие в состав живого вещества, образуют биогенные циклы. Живое вещество ежегодно поглощает из среды и включает в обмен веществ биллионы тонн химических элементов, выделяя в окружающую среду новые, образующиеся в организмах, формы их соединений. Биогенные циклы химических элементов по времени сильно различаются. Например, при современном масштабе фотосинтеза полное обновление углекислого газа в атмосфере происходит в 300 лет, кислорода — в 2 тыс лет.

В биогенном цикле азота важное значение для плодородия почв имеет накопление с помощью микроорганизмов во всех обработанных землях планеты 438 млн т азота в год.

За всю историю Земли кислород, азот и углекислый газ в процессе биогенной миграции многократно прошли через живое вещество. История всего кислорода, азота и углекислого газа атмосферы связана с жизнью, эти газы имеют биогенное происхождение. Эволюция наружных оболочек Земли зависит от размеров биогенной миграции химических элементов. Размеры биогенной миграции элементов трудно оценить, если учесть, что возможно гранитная оболочка Земли представляет собой метаморфизованные осадочные породы, «былые биосферы».

Вся биосфера, в целом, представляет собой единую слаженную, динамическую, относительно уравновешенную экологическую систему, в которой организмы, составляющие живое вещество, связаны между собой и с окружающей средой цепями питания. Большое значение в структуре биосферы имеют биогеохимические пищевые цепи, по которым идет биогенная миграция химических элементов через окружающую геохимическую среду и организмы.

Экологическая система, охватывающая всю биосферу — это высший уровень организации жизни на Земле. Экологическое понимание биосферы невозможно без изучения регионов и субрегионов биосферы (территориально соответствующих биогеохимическим зонам и биогеохимическим провинциям, или биогеоценозам), показывающих дифференциацию уровней жизни в зависимости от различий климатических и геохимических условий, в зависимости от содержания в среде определенных химических элементов и их соотношений. Геохимическая экология должна рассматривать биогенные циклы элементов в регионах и субрегионах биосферы (Ковальский, 1969, 1971) и определять роль живого вещества в геохимической истории среды, значение этих изменений среды в эволю-

ции жизни, организмов. Геохимическая экология рассматривает различные уровни организации жизни в биосфере: биосферный, уровни регионов биосферы, субрегионов биосферы (биогеохимические провинции, биогеоценозы и биоценозы, популяции), организменный уровень. Исследование физиологических уровней строения организмов — органов и тканей, клеточного, субклеточного, молекулярного — с точки зрения геохимической экологии необходимо для выяснения механизмов действия среды на организмы, как компоненты сообществ.

Следует подчеркнуть, что организмы и их сообщества могут активно перестраивать, изменять и регулировать в определенных границах свое окружение, среду, но в то же время путем изменений окружения организмов, среды можно изменять и сами организмы (Вернадский, 1940, 1960). Геохимическая экология, таким образом, имеет свои самостоятельные задачи, раскрывая значение естественных химических элементов среды (геохимических условий) в адаптациях и эволюции организмов.

Накоплен большой материал по теории управления эволюционным процессом на основе использования экологических механизмов преобразования популяций (Дубинин, 1968; Дубинин, Глембоцкий, 1967).

Исследования, проведенные автором настоящей книги с сотрудниками в Биогеохимической лаборатории, показывают, что геохимические факторы среды, особенно их экстремальные проявления, могут вызывать генетические изменения в популяциях и приводить к образованию форм организмов с новыми адаптивными свойствами. В этих условиях искусственный отбор мог бы явиться важным фактором направленного эволюционного преобразования популяций и создания видов организмов с заданными свойствами.

Основными проблемами геохимической экологии являются: выяснение закономерностей геохимической мозаичности биосферы как среды жизни; круговорота энергии и химических элементов в условиях различных надорганизменных уровней строения биосферы (популяции, биогеоценозы, субрегионы и биогеохимические провинции, регионы биосферы, как части единой экосистемы Земли); роли фитофагов и почвенных микроорганизмов в круговороте веществ, химических элементов и энергии; значения организмов в формировании и изменении среды жизни. Микроорганизмы, растения и животные рассматриваются геохимической экологией как биогенные факторы почвообразовательного процесса и миграции химических элементов; она изучает изменчивость химического элементарного состава организмов под влиянием геохимической среды и эволюции организмов и физиолого-биохимических регуляторных процессов в пределах популяций при определенных геохимических условиях среды; формирование популяций в условиях различной геохимической среды; генетические исследования популяций и организмов в условиях экстремального проявления геохимических факторов среды. Одной из важнейших проблем геохимической экологии является изучение биогеохимической пищевой цепи, показывающей пути миграции химических элементов в биосфере и связывающей организмы между собой и с геохимической средой.

Среди других задач геохимической экологии заслуживают внимания вопросы изучения закономерностей биологических реакций организмов, как компонентов популяций, биогеохимических провинций, биогеоценозов и биоценозов, в ответ на различные уровни естественного содержания в среде химических элементов, на экстремальные геохимические условия; потенциальных возможностей приспособления организмов и популяций к различным условиям геохимической среды; пороговых концентраций химических элементов в почвах, кормах и пищевых веществах и рационах, экологии пороговых концентраций и пороговой чувствительности организмов. Методами геохимической экологии исследуются потребность организмов в микроэлементах, биологические реакции микроорганизмов, растений и животных организмов и их популяций на недостаток или

избыток определенных химических элементов в среде; эндемические болезни растений, животных и человека, вызываемые недостатком или избытком в среде и в рационе химических элементов; воспроизводство и смертность в различных возрастных группах популяций в условиях субрегионов биосферы; биогеохимическое районирование отдельных стран и всей Земли в целом и проч. Большое значение приобретают и практические аспекты геохимической экологии (см. IV раздел настоящей книги).

Глава 2

ЕСТЕСТВЕННАЯ ХИМИЧЕСКАЯ МОЗАИЧНОСТЬ БИОСФЕРЫ

Химический состав оболочек Земли, составляющих биосферу (тропосферу, гидросферу, литосферу), характеризуется географической изменчивостью. Почвообразующие породы, только главные, по среднему содержанию в них меди различаются в 68—34 раза (четвертичные отложения — третичные известняки, пески), цинка — в 170—25 раз (андезито-базальты — песок, лессовидные суглинки), кобальта в 2000 раз (ультраосновные породы—песок, супеси), бора—в 500 раз (морские глины—ультраосновные породы), марганца — в 20 раз (основные — сульфатные породы — древнеаллювиальные пески), стронция — в 200 раз (сульфатные — ультраосновные породы), молибдена — в 35 раз (четвертичные — ультраосновные породы), йода — около 100—450 раз (моренные пески — ультраосновные породы, известняки). Столь большие различия среднего химического состава почвообразующих пород еще значительнее выражены при сравнении индивидуальных образцов почвообразующих пород. Были установлены большие различия в содержании и соотношении металлов в почвообразующих породах некоторых областей СССР, например, отношение Sr : Cu в коре выветривания Русской платформы равно 5, а в сульфатных породах — больше 650; отношение Sr : B в озерно-ледниковых глинах Белорусской ССР составляет около 8, а в песках — 44; отношение Zn : Cu в озерном глинистом аллювии приближается к 0,5, а в андезитобазальтах — 4. Поэтому химический состав почв из разных мест суши также различен.

Образование первичных почв в результате процессов выветривания сопровождается непосредственным переходом химических элементов породы в почву. От этого в определенной степени зависит характер биологических процессов в первичной почве. Эволюция почвы может сопровождаться как аккумуляцией, так и потерей некоторых элементов почвообразующей породы. Большая роль в изменениях состава почв принадлежит климатическим и биологическим факторам, а также ландшафтным условиям. Химические элементы пород и первичнообогащенных ими почв могут рассеиваться, закономерно сноситься и вторично обогащать почвы, независимо от почвообразующей породы. Поэтому корреляция химического состава почв с составом почвообразующих пород может быть неполной или даже отсутствовать. Для понимания генезиса геохимических почвенных провинций во всех случаях необходимо не только устанавливать связь между химическим составом почв и почвообразующих пород, но и определять причины отсутствия такой связи. Различия в содержании химических элементов в почвах очень велики (Ковальский, Андрианова, 1970). При среднем содержании меди в почвах, равном $2{,}5 \cdot 10^{-3}$%, уровень ее колеблется в различных типах почв, примерно в 1500 раз (от

$0,1\cdot10^{-4}$ до $154\cdot10^{-4}$%), а при учете рудных провинций — в несколько тысяч раз. Подобная картина наблюдается и для других химических элементов. Так среднее содержание цинка в почвах составляет величину $7,5\cdot10^{-3}$%, но в различных типах почв может изменяться в 2 раза, в отдельных же образцах различных почв эта цифра достигает 1000 (например, содержание цинка в черноземных почвах колеблется от $0,1\cdot10^{-3}$ до $99\cdot10^{-3}$%). Такие же соотношения характерны для содержания в различных типах почв кобальта, бора, марганца, стронция, молибдена и йода.

Наблюдаются также значительные географические изменения химического состава почв. Ниже приводятся примеры изменчивости содержания в почвах меди (табл. 1) и молибдена (табл. 2).

Таблица 1

Содержание валовой меди в почвах некоторых районов СССР
(по Ковальскому и Андриановой, 1970)

Место взятия проб	Число проб	Вариации содержания меди ($n\cdot10^{-4}$%)					
		до 6	6—10	10—15	15—35	35—60	>60
		Процент от общего числа исследованных образцов					
Таежно-лесная нечерноземная зона							
Зейско-Буреинская низменность	65	40,0	15,4	12,3	26,2	3,0	3,4
Житомирская обл.	116	2,6	14,7	31,0	50,0	0,9	0,8
Карельская АССР	50	34,0	28,0	8,0	6,0	2,0	22,0
Лесостепная и степная черноземная зона							
а) серые лесные почвы							
Красноярский край	14	9,1	9,1	9,1	54,6	18,1	—
Иркутская обл.	9	44,2	22,2	11,1	11,1	11,2	—
б) черноземные почвы							
Алтайский край	53	—	11,3	—	13,0	66,0	9,5
Красноярский край	81	13,2	3,3	22,0	57,1	3,3	1,1
Сухостепная, полупустынная, пустынная зона							
Нижнее Поволжье	47	34,0	17,0	10,6	19,2	14,9	4,3
Тувинская АССР	57	—	1,8	—	14,0	8,8	75,4
Самаркандская обл.	40	2,5	—	—	50,0	35,0	12,5
Ферганская долина	664	—	—	11,3	80,1	8,4	0,2

Для характеристики почв по содержанию в них меди нами были намечены градации от малых величин, чаще от концентрации $6\cdot10^{-4}$ до $15\cdot10^{-4}$% — как недостаточное количество этого элемента, в пределах от $15\cdot10^{-4}$ до $60\cdot10^{-4}$% — как нормальное содержание (при котором потребность в нем растений и животных организмов обычно удовлетворяется), содержание же меди в почве в количестве выше $60\cdot10^{-4}$% рассматривается как избыточное. Из таблицы видно как сильно варьирует в почвах содержание меди в различных районах СССР. В одних случаях количество образцов почв с недостаточным содержанием меди только 2,5; 1,8; 11,3%, в других — 27,3; 48,3, около 70 и даже 73,5%; количество

Таблица 2

Содержание валового молибдена в почвах некоторых районов СССР
(по Ковальскому и Андриановой, 1970)

Место взятия проб	Число проб	Вариации содержания молибдена ($n \cdot 10^{-4}$%)				
		до 1,5	1,5—2,0	2,0—3,0	3,0—4,0	>4,0
Процент от общего числа исследованных образцов						
Таежно-лесная нечерноземная зона						
Московская обл.	29	13,8	20,7	41,4	24,1	—
Белорусская ССР	111	79,3	8,1	10,0	0,9	1,7
Лесостепная и степная черноземная зона						
Ставропольский край	33	21,2	9,1	12,1	9,1	48,5
Сухостепная, полупустынная, пустынная зона						
Ферганская долина	14	—	21,4	42,9	14,3	21,4
Горные зоны						
Приморский край	22	100	—	—	—	—
Армянская ССР	65	—	—	—	—	100

образцов с содержанием меди, удовлетворяющим потребность, изменяется в тех же почвах от 8 до 88,5%, а с избыточным содержанием — от 0,2 до 75,4%.

При содержании молибдена в почвах от следов до $1{,}5 \cdot 10^{-4}$% потребность в молибдене организмов обычно не удовлетворяется, в пределах от $1{,}5 \cdot 10^{-4}$ до $4{,}0 \cdot 10^{-4}$% — удовлетворяется; выше $4 \cdot 10^{-4}$% это количество принимается как возможное избыточное содержание молибдена. В табл. 2 приведены примеры значительного варьирования концентрации молибдена в почвах некоторых районов СССР. Недостаточное содержание молибдена наблюдается в одних случаях у 13,8% образцов от числа исследованных почв, в других — у 21,20 и 79,3%, и даже у 100% образцов. Число образцов почв, содержащих количество молибдена, удовлетворяющее потребность в нем, может составлять 19; 30,2; 78,6 и 86,2% от числа исследованных образцов, но могут быть и такие почвы, все проанализированные образцы которых содержат только недостаточное или только избыточное количество молибдена.

На рассмотренных примерах содержания в почвах меди и молибдена даны общие закономерности, характеризующие вариабильность содержания в почвах и других различных химических элементов (цинка, кобальта, марганца, бора, стронция, йода). Подобные характеристики химического состава почв являются удобными для целей геохимической экологии.

По содержанию микроэлементов также различаются и поверхностные наземные пресные воды. Концентрация меди может изменяться в 40 раз (р. Маныч — $9 \cdot 10^{-6}$, р. Москва — $2{,}2 \cdot 10^{-7}$%), кобальта — почти в 300 раз (р. Обь — $1{,}9 \cdot 10^{-6}$, воды Алтайского края — до $6 \cdot 10^{-9}$%), йода — в 7000 раз (р. Теза, Ивановской обл.—$7 \cdot 10^{-6}$, воды Марийской АССР $1 \cdot 10^{-9}$%), бора — в 33 раза (р. Уил — $1 \cdot 10^{-4}$, р. Вудьявриок — $3 \cdot 10^{-6}$%), стронция — в 100 раз (р. Таир-Су — $7 \cdot 10^{-4}$, озера Амурской обл.—$7 \cdot 10^{-6}$%), цинка — в 222 раза ($8 \cdot 10^{-4}$ — $3{,}6 \cdot 10^{-6}$%).

Принято считать, что состав атмосферы более постоянен. Однако известно, что количество азота в воздухе возрастает от экватора (75,99 объемных процентов) к северу (при 50° сев. широты — 77,32, при

70° — 77,87), также немного возрастает содержание и кислорода, а содержание водяных паров сильно снижается: соответственно — 2,63; 0,92; 0,22 объемных процента.

В атмосфере постоянно содержится аммиак, сероводород, метан. Их количества меняются по временам года в зависимости от процесса дезаминирования почвенных аминокислот, разложения белков, метанового брожения в болотистых местах. В. И. Вернадский (1965) к элементарным газам воздуха относит хлор и йод (?). Хлор выделяется в воздухе не только в связи с вулканическими процессами, он присутствует вместе с хлористым натрием и в морском воздухе. В природных условиях хлор может выделяться при окислении его солей богатыми кислородом соединениями (возможно, это имеет место около оз. Эльтон). Свободный йод выделяется в атмосферу не только в термах, но и некоторыми водорослями при жизни (например, ламинария) и после отмирания. Кроме того, йод в приморских областях поступает в воздух в виде пыли галоидных соединений, из которых выделяется под действием света. В воздухе приморских областей по сравнению с континентальными содержится йода больше, например, около г. Одессы в 1 *м*³ более 10,5 *мкг* йода (Буксер и др., 1936), а около Болшево (Московская обл.) его от 0,05 до 5,2 *мкг* (Селиванов, 1946), вблизи дер. Зиновьево (Ярославская обл.) от 0,15 до 0,18 *мкг* (М. И. Густун, неопубликованные данные). Наши подсчеты показывают, что потребность в йоде человека в некоторых приморских областях может быть удовлетворена за счет йода, поглощаемого при дыхании. Кауэр (Cauer, 1932, 1939) считает, что растения могут использовать из атмосферы 60% йода, им необходимого. Бром, как и йод, содержится в воздухе в свободном виде и в виде солевой пыли. В воздухе приморских местностей содержание брома выше (23,4 *мкг/м*³, по Бурксеру, 1936), чем в районе Москвы (2,3 *мкг/м*³, по Селиванову, 1946). При биогеохимической оценке внешней среды следует учитывать значение пыли, переносимой воздухом, в частности вулканической (дымы, пепел), содержащей многие химические элементы, почвенной и морской (кристаллики солей). В условиях пустынь и сухих степей (степи Казахстана, пустыни Средней Азии) пыли, богатые бором, могут влиять на живые организмы. Вблизи морей воздух также обогащен бором. Эдельман (Edelman, 1939) указывает, что в Голландии в течение года с дождями выпадает бора около 25 *г/га*.

В последние годы установлено естественное присутствие в воздухе аэрозолей, содержащих различные металлы (медь, никель, молибден, ванадий, железо, алюминий, титан, марганец, кобальт и др.). Такие аэрозоли обнаружены на различных высотах и, вероятно, являются результатом возникновения естественных пылей, а не только промышленными загрязнениями.

Приведенные примеры с полной очевидностью показывают геохимическую неоднородность, мозаичность биосферы, значительную химическую изменчивость среды в условиях суши — литосферы, гидросферы и тропосферы. Тесно связанные с геохимической средой организмы поглощают из нее все доступные химические элементы, дающие растворимые соединения или активно превращают нерастворимые соединения в доступные. Химический состав организмов неизбежно изменяется в зависимости от состава среды, но состав организмов стабильнее ее, благодаря регуляторным процессам гомеостаза (относительное постоянство внутренних сред), являющимся адаптацией к жизни в изменчивой среде. В зависимости же от химического состава почв и природных вод изменяется обмен веществ и приспособляемость организмов к геохимическим условиям среды. Все это приводит к понятию химической мозаичности биосферы, изучением ее и занимается геохимическая экология.

Глава 3

ХИМИЧЕСКИЙ ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ СОСТАВ ОРГАНИЗМОВ

В настоящее время твердо установлено, что многие микроэлементы являются жизненно необходимыми в питании растений и незаменимыми компонентами корма и пищевых продуктов в рационе животных и человека. При их недостатке в рационе или избытке наблюдаются нарушения обмена веществ и заболевания. К таким элементам относится медь, кобальт, цинк, марганец, йод, молибден, селен, фтор, стронций, бор, кадмий, вероятно ванадий. Однако практическое применение в животноводстве нашли пока только йод, кобальт, медь, цинк, марганец, молибден, селен и фтор. Для этих элементов в СССР, как и в других странах, в сельском хозяйстве разработаны нормы потребности для животных и птиц. Разработаны также нормы применения микроэлементов (медь, марганец, цинк, молибден, бор) в растениеводстве в качестве удобрений.

С теоретической точки зрения выбор микроэлементов для подкормок в животноводстве и удобрений в растениеводстве нуждается в дополнительных исследованиях, в новых направлениях, охватывающих такие малоизученные или неизученные химические элементы, как кадмий, хром, селен, стронций, бор, бериллий, никель, ванадий, литий, рубидий, цезий, барий, алюминий, галлий, мышьяк, бром.

Одна из важных задач биохимии и геохимической экологии — выяснение биологической роли неизученных микроэлементов, их биологически активных форм соединений, синтезируемых организмами или искусственных.

В составе организмов количественно определено 66—68 химических элементов. Установлено, что 47 из них являются постоянными составными частями организмов. Это — биогенные химические элементы. При современном состоянии знаний перечисление биогенных элементов не может быть строго ограничено, так как возможно открытие биологической роли новых химических элементов. Количественные определения ряда микроэлементов еще отсутствуют или часто являются малочисленными, а иногда — недостоверными, поэтому окончательные обобщения по вопросу о химическом элементарном составе организмов еще преждевременны. Количественная характеристика химического элементарного состава организмов сильно затрудняется невыясненностью закономерностей его изменчивости под влиянием геохимических условий среды, суточных и сезонных ритмов и других экологических условий (внутрипопуляционная изменчивость элементарного химического состава организмов). Использование средних величин обедняет характеристику природных явлений и делает неправильными представления о химическом элементарном составе организмов. Эволюционное значение этих данных может быть понято на основе выяснения закономерностей химической изменчивости организмов. Тем не менее некоторые авторы (Bowen, 1966) на основе литературных данных устанавливают различия элементарного химического состава морских и наземных растений, морских и наземных животных, бактерий (табл. 3).

В настоящее время химические элементы по изученности их значения для млекопитающих животных можно разделить на три группы. Химические элементы I группы (O, C, H, N, Ca, P, K, S, Cl, Na, Mg, Zn, Fe, Cu, J, Mn, V, Mo, Co, Se) постоянно содержатся в животных организмах, включаются в обмен веществ, входят в состав химических соединений организмов, часто биологически активных (например, ферменты, гормоны, витамины, пигменты), являются незаменимыми. Хими-

Таблица 3
Сравнительное содержание химических элементов в организмах, в *мг*/100 *г* сухого вещества (по Bowen, 1966)

Химический элемент	Морские водоросли	Наземные растения	Морские животные	Наземные животные	Бактерии
1	2	3	4	5	6
C	34500	45400	40000	46500	54000
O	47000	41000	40000	18600	23000
N	1500	3000	7500	10000	9600
H	4100	5500	5200	7000	7400
Ca	1000	1800	150—2000	20—8500	510
Mg	520	320	500	100	700
Na	3300	120	400—4800	400	460
K	5200	1400	500—3000	740	11500; 1000—7000 *
P	350	230	400—1800	1700—4400	3000
S	1200	340	500—1900	500	530 *
Cl	470	200	500—9000	280	230
Si	150—2000	20—500	7—100	12—600	18
Fe	70	14	40	16	25
Cu	1	1,4	0,4—5	0,24	4,5; 3,7—12 *
Zn	15	10	0,6—150	16	0,1—28,0 *
Cd	0,04	0,06	0,015—0,3	⩽ 0,05	
Sr	26—140	2,6	2,0—50	1,4	0,27—30,0 *
F	0,45	0,05—4	0,2	15—50	
Br	74	1,5	6—100	0,6	
J	3—150	0,042	0,1—15	0,043	
Mn	5,3	63	0,1—6	0,02	3; 7,5 *
Co	0,07	0,05	0,05—0,5	0,003	0,07—0,2 *
Ni	0,3	0,3	0,04—2,5	0,08	0,6
Cr	0,1	0,023	0,02—0,1	0,0075	
Mo	0,045	0,09	0,06—0,25	0,02	0,3—2,0 *
Se	0,08	0,02	—	0,17	0,05—0,15 *
V	0,2	0,16	0,014—0,2	0,015	0,022 *
B	12	5	2—5	0,05	0,55; 1,4 *
Al	6	50/0,05—400	1—5	0,4—10	21; 10 *
Be	0,0001	< 0,01	—	0,00003—0,0002	
Ba	3	1,4	0,02—0,3	0,075	18,0—90,0 *
Li	0,5	0,01	0,1	< 0,002	2,0—50,0 *
Rb	0,74	2	2	1,7	
Cs	0,007	0,02	—	0,0064	
Sc	—	0,0008	—	0,000006	
Ti	1,2—8	0,1	0,02—2	< 0,02	2,1 *
Ga	0,05	0,006	0,05	< 0,0006	
As	3	0,02	0,0005—0,03	⩽ 0,02	
Ag	0,025	0,006	0,3—1,1	0,0006 (?)	0,1—1,0 *
Au	0,0012	< 0,00005— —0,0002	0,00003—0,0008	0,000023 (?)	
Hg	0,003	0,0015	—	0,0046	
Zr	⩽ 2	0,064	0,01—0,1	< 0,03	1,0 *
Nb	—	< 0,002	—	0,000002	—
Sn	0,1	< 0,03	0,02—2	< 0,015	—
Sb	—	0,006	0,02	0,0006	—
La	1	0,0085	0,01	0,00001	—
W	0,0035	0,007	0,00005—0,005	—	—
Pb	0,84	0,27	0,05	0,2	0,6—1,5 *
Bi	—	0,006	0,004—0,03	< 0,0004	—
Ru	—	0,0005	—	0,0002	—
Jr	—	< 0,002	—	0,000002	—
Th	—	—	0,0003—0,003	0,0003—0,02	0,22—6,4 *
U	—	0,0038	—	0,0013	4,7—190 *
Hf	< 0,04	< 0,001	—	0,004	—
Yb	—	0,00015	—	0,000012	—
Tu	—	0,00015	—	0,000004	—
Re	0,0014	—	0,00005—0,0006	—	—

* данные Биогеохимической лаборатории ин-та ГЕОХИ АН СССР.

ческие элементы II группы (Sr, Cd, Br, F, B, Si, Cr, Be, Ni, Li, Cs, Sn, Al, Ba, Rb, Ti, Ag, Ga, Ge, As, Hg, Pb, Bi, Sb, U, Th, Ra) также постоянно содержатся в животных организмах, но формы их соединений недостаточно изучены или не изучены, а физиологическая и биохимическая роль мало выяснена или неизвестна (табл. 4).

Порядки содержания биогенных элементов в организмах млекопитающих животных, приведенные в табл. 4, соответствуют возможным изменениям химического состава организмов в зависимости от вида, структуры популяции и биоценоза, состава среды, экологических условий, суточного и сезонного периодизма. Есть еще группа химических элементов, обнаруженных в составе организмов млекопитающих животных, но для которых еще не изучены порядки их содержания в тканях и органах и не выяснена их биологическая роль (Sc, Tl, Nb, Yt, In, Te, La, Pr, Nd, Sm, Eu, Tb, Dv, Er, Yb, W, Re, Au).

Таблица 4

Содержание химических элементов в организме млекопитающих

Порядок содержания, % на сухое вещество	Группы I	Группы II а	Группы II б
$n \cdot 10^{1} - n \cdot 10^{0}$	O, C, H, N, Ca		
$n \cdot 10^{0} - n \cdot 10^{-1}$	P, K, S, Cl, Na		
$n \cdot 10^{-1} - n \cdot 10^{-2}$	Mg		
$n \cdot 10^{-2} - n \cdot 10^{-3}$	Zn, Fe	Sr	
$n \cdot 10^{-3} - n \cdot 10^{-4}$	Cu	Cd, Br	Li, Cs
$n \cdot 10^{-3} - n \cdot 10^{-5}$	J	F	Sn
$n \cdot 10^{-4} - n \cdot 10^{-5}$	Mn, V	B, Si, Cr	Al, Ba
$n \cdot 10^{-3} - n \cdot 10^{-6}$	Mo		Rb, Ti
$n \cdot 10^{-4} - n \cdot 10^{-7}$		Be	Ag, Pb
$n \cdot 10^{-5} - n \cdot 10^{-6}$	Co	Ni	Ga, Ge, As, Hg, Bi
$n \cdot 10^{-5} - n \cdot 10^{-7}$	Se		Sb, U
$n \cdot 10^{-6} - n \cdot 10^{-7}$			Th
$n \cdot 10^{-11} - n \cdot 10^{-12}$			Ra

Геохимические свойства химических элементов в зависимости от их положения в периодической таблице Д. И. Менделеева были рассмотрены многими исследователями. Эти вопросы подробно и глубоко были представлены в работах А. Е. Ферсмана (1946, 1955, 1958), показавшего общность законов распространения химических элементов в косной и живой природе.

В свое время делались попытки выяснить закономерности распределения химических элементов, важных и незаменимых для живых организмов, в таблице Д. И. Менделеева. А. П. Виноградов (1935) показал, что в общей форме существует один закон для распределения химических элементов в литосфере и биосфере и что химический состав организмов, живого вещества является выражением химического состава естественной среды. Им было установлено, что количественное содержание тех или иных химических элементов в живом веществе находится в обратной пропорциональности с их атомным весом (или атомным числом, порядковым номером). Для первых 50—60 химических элементов уже выяснена периодичность их количественного содержания в живом веществе, соответствующая периодам менделеевской таблицы. В каждом периоде есть элементы с максимальным и минимальным содержанием их в живом веществе (количественное содержание элементов четных групп

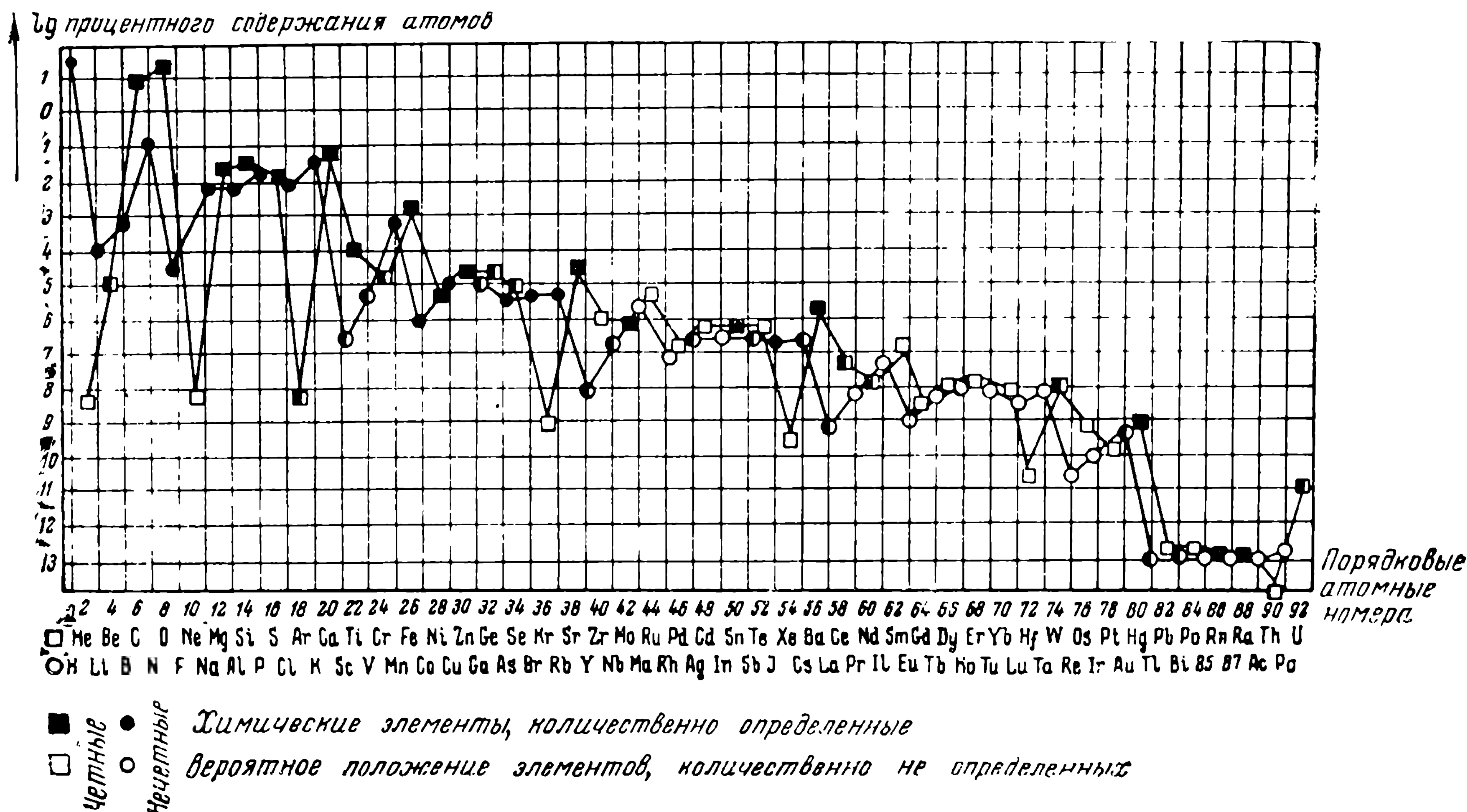


Рис. 1. Периодичность химического элементарного состава организмов суши (по А. П. Виноградову, 1935)

выше, чем нечетных). А. П. Виноградов приходит к заключению, что «...количественный химический элементарный состав живого вещества есть периодическая функция атомного номера». На рис. 1 показана периодичность элементарного состава живого вещества организмов суши. В максимумах четного ряда расположены такие элементы как углерод, кислород, кремний, кальций, железо, стронций, барий и др., в максимумах нечетного ряда — водород, азот, алюминий, калий, марганец, цезий, рубидий и др. Существуют организмы-концентраторы многих элементов, например, кремния, кальция, железа, стронция, бария, алюминия, марганца, калия. Для многих из этих элементов доказана большая биологическая роль. Элементы, стоящие в максимуме четного и нечетного рядов, часто образуют пары, как например, Ca/K, Fe/Mn, Rb/Sr, Cs/Ba или ряды (Ca — Si — Fe), в которых элементы взаимозависимы при поглощении организмами или в физиологических функциях. Попытки раскрыть причины использования организмами определенных элементов для построения живого вещества и для процессов жизни делались неоднократно. Одна из наиболее обстоятельных попыток — исследования Шоу (Schaw, 1960). Автор, исходя из общепризнанного положения, что периодическая система химических элементов Д. И. Менделеева является наиболее совершенной классификацией всех известных в природе атомов, сопоставляет электронную их структуру, атомный вес и атомное число с физико-химическими свойствами (электроотрицательность; способность образовывать комплексы с главной связью через кислород, кислород и фтор, через азот, серу, фосфор, фосфор и серу, галоиды, углерод; стабильность комплексов; состояние окисления; радиусы — йонный, квантовый; йонный потенциал, стандартный электронный потенциал, потенциал йонизации) и способностью живого вещества использовать атомы в процессах жизни (рис. 2). Цель этих сопоставлений — отыскать физико-химические параметры, делающие атомы жизненно необходимыми. Сопоставляемые физико-химические свойства атомов позволяют выделить те из них, которые обладают преимуществами при использовании их живыми организмами. Решающее значение при этом имеет соотношение различных свойств, присущих

атомам, их доступность организмам в окружающей среде, способность организмов их избирательно поглощать и концентрировать.

Попытки установить связь между биологическим значением элементов и атомным строением, а также поиски доказательств того, что некоторые необходимые для жизни элементы имеют определенные общие свойства атомного строения, несомненно должны продолжаться. Выяснение этих закономерностей приведет к составлению периодической системы биологических свойств элементов (Войнар, 1960; Кист, 1973).

Невозможно разделить два важных вопроса, возникающих при изучении химического элементарного состава организмов: свойства атомов и тех, часто сложных, комплексных соединений, которые образуются в окружающей среде во многих случаях за счет веществ, выделяемых организмами, или в процессе их поглощения. Свойства биологически активных комплексных соединений могут являться основным условием использования организмами определенных металлов. Поэтому следует думать, что раскрытие связи между биологическими свойствами атомов и их положением в периодической таблице элементов сделается возможным на основе изучения закономерностей образования координационных соединений, но в этой области наши знания еще недостаточны.

В процессе эволюции были выработаны механизмы, позволяющие организму концентрировать атомы в клетке, содержащиеся в среде даже в ничтожных количествах. Эволюция приспособляемости к геохимическим факторам среды, позволила организмам отобрать тот комплекс элементов, который создает структурную и динамическую основу жизни. Естественно, что состав устойчивых систем живой материи определяет потребность его в определенных элементах. Это свойство живой материи регулируется аппаратом наследственности и допускаемой генотипом изменчивости состава и динамики процессов в зависимости от условий среды (фенотип).

Но основываться только на содержании химических элементов в организме при обсуждении экологических эволюционных проблем недостаточно. Особенно важное значение при этом имеет способность регулирования усвояемости, способность использования элементов (металлов) среды для регулирования процессов обмена веществ и синтеза биологически активных соединений. С этой точки зрения весьма важной задачей является исследование возможных изменений этой способности при различных условиях внешней среды, в частности ее геохимических факторов.

На рис. 3 представлена периодическая система химических элементов с выделением жизненно необходимых, иногда незаменимых химических элементов. Правда, представления о жизненно необходимых химических элементах меняются по мере выяснения биологической роли новых элементов. Однако на основании менделеевской таблицы с большой долей вероятности могут быть предсказаны элементы, для которых можно ожидать открытия биологической роли и установления их жизненной необходимости. Так, по положению в таблице лития и бериллия можно ожидать их участия в ферментных системах; положение алюминия и кремния указывает на возможности образования этими элементами комплексов, имеющих биологическое значение; ванадий, вероятно, входит в окислительно-восстановительные системы различных тканей подобно роли его в организме асцидий; можно предполагать, что кадмий, хром, как и никель, входят в состав неизвестных еще координационных соединений, которые могут быть использованы на построение ферментов; никель в некоторых случаях способен заменять металл активной группы известных ферментов; кадмий как активатор некоторых ферментных систем (например, фосфорилазы), вероятно, также участвует в регуляции биохимических процессов; биологическая роль титана и скандия может быть неожиданно важной, и эти металлы будут признаны жизненно

Группа Период	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	0
1		H								He
2	He	Li	Be	B	C	N	O	F		Ne
3	Ne	Na	Mg	Al	Si	P	S	Cl		
4		K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe Co Ni	
		Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br		Kr
5	Kr	Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo		Ru Rh Pd	
		Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I		Xe
6	Xe	Cs	Ba	La	Ce (etc)	Ta	W		Os Ir Pt	
		Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po			Rn
7	Rn		Ra	Ac	Th	Pa	U			

1 2

Рис. 3. Расположение жизненно необходимых химических элементов в периодической таблице Д. И. Менделеева

1 — жизненно необходимые химические элементы; *2* — элементы, биологическая роль которых может быть открыта

необходимыми; координационные соединения галлия могут обладать ферментными свойствами; заслуживают биохимического изучения мышьяк и селен, а также стронций и барий, образующие кординационные соединения; мало исследованы рубидий и цезий.

Число химических элементов, подлежащих изучению геохимической экологией, неизбежно будет увеличиваться. Большая проблема микроэлементов, поставленная биогеохимией, постепенно проникает в биохимию. «Настанет, однако, пора более глубокого понимания всех особенностей, вносимых в учение о жизни сложными тяжелыми атомами с их многолопастными орбитальными облаками, магнитными и электрическими моментами, а также многими еще не открытыми до сих пор тайнами» (Щукарев, 1971).

Геохимическая экология изучает организмы в единстве с естественной геохимической средой в условиях низкого, нормального и высокого содержания в ней отдельных элементов и измененных их соотношений. Ее роль в выяснении биологического значения новых химических элементов огромна. В этих условиях различное естественное накопление в организмах химических элементов позволяет установить связь, причинную зависимость изменения форм их соединений и участия в процессах обмена веществ.

Глава 4

БИОГЕОХИМИЧЕСКАЯ ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ

Значение геохимической среды для развития организмов и эволюции жизни определяется использованием организмами многих химических элементов в процессах обмена веществ и вхождением их в состав биологически активных соединений. Поэтому неоднородность геохимической среды является одной из важных причин изменчивости обмена веществ и синтеза биологически активных соединений в организмах. Даже у од-

ного вида, одной породы животных, живущих в условиях различной геохимической среды, обмен веществ не может быть одинаковым. Например, на территориях, расположенных в непосредственной близости, но отличающихся по содержанию в почвах кобальта, у животных неодинаково осуществляется синтез микрофлорой пищеварительного тракта витамина B_{12}, запасы этого важного витамина в организме также оказываются неодинаковыми.

Многие стороны обменных процессов у животных зависят от степени обогащенности организма витамином B_{12}. На дерново-подзолистых почвах, бедных кобальтом, у животных, особенно часто у овец, развиваются заболевания гипо- и авитаминозом B_{12}, в условиях серых лесных и черноземных почв, где животные обеспечены кобальтом, это заболевание не встречается.

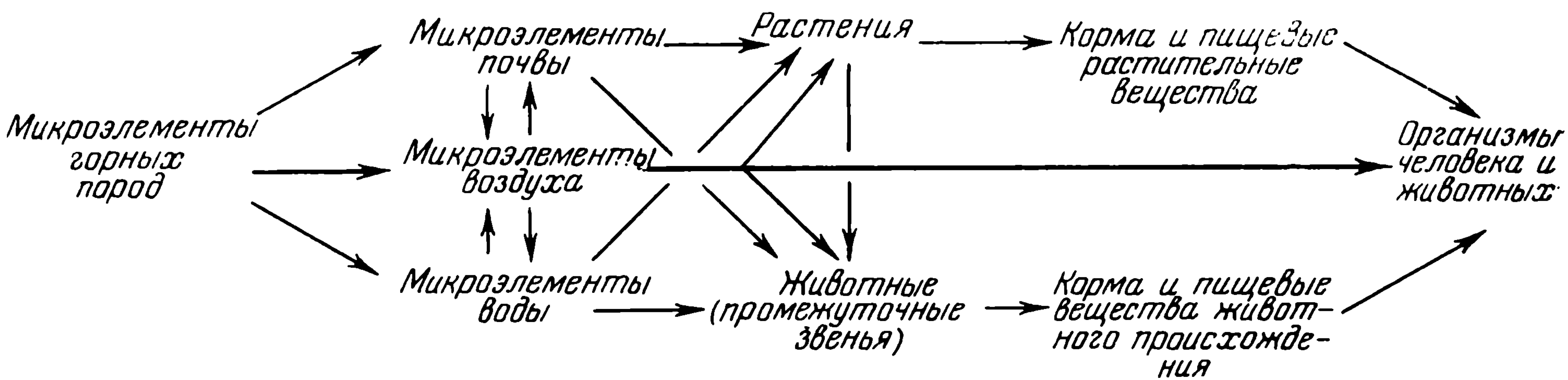


Рис. 4. Биогеохимическая пищевая цепь химических элементов

Очень важное свойство биосферы — единство геохимической среды и жизни, сложившееся в процессе эволюции биосферы и выражающееся постоянной зависимостью жизни от геохимических условий среды и климата (водный режим, температура, инсоляция, конвекция). Химическая мозаичность биосферы и единство геохимической среды и жизни помогают установить пути для изучения регионов биосферы. Эти регионы биосферы характеризуются вовлечением в биогенную миграцию химических элементов в определенных количествах и соотношениях, что создает черты своей особой региональной нормы, состава фауны и флоры, а также реакции организмов на факторы среды. Степень накопления химических элементов организмами определяется не только геохимией среды и биологической природой организмов, но и биогеохимическими пищевыми цепями (рис. 4), через которые осуществляется связь организмов и среды (почвообразующие породы, почвы, воды, воздух, микроорганизмы, растения, животные, человек). Примером этого может служить биогеохимическая пищевая цепь молибдена в условиях Анкавана (Армения), рис. 5.

Понимание закономерностей миграции химических элементов в биосфере невозможно без выяснений путей и процессов их концентрирования и обмена в организмах, потребности организмов в микроэлементах, их пороговых концентраций и природы естественных, содержащих микроэлементы соединений, формы которых меняются в процессе миграции через почвы и воды, тела живых микроорганизмов, растений и животных. При этом, в пищевой цепи происходит отсеивание — уменьшение концентрации одних химических элементов, и накопление — повышение концентрации других. При изучении всех этих вопросов скрещиваются задачи биогеохимии и биохимии. Необходимо комплексное изучение (при постоянном учете свойств геохимической среды) процессов избирательного поглощения и концентрирования микроэлементов растениями и животными, участия микроэлементов в промежуточном обмене веществ, условий и процессов синтеза в организмах ферментов и других биологически активных соединений, содержащих микроэлементы, биохимических

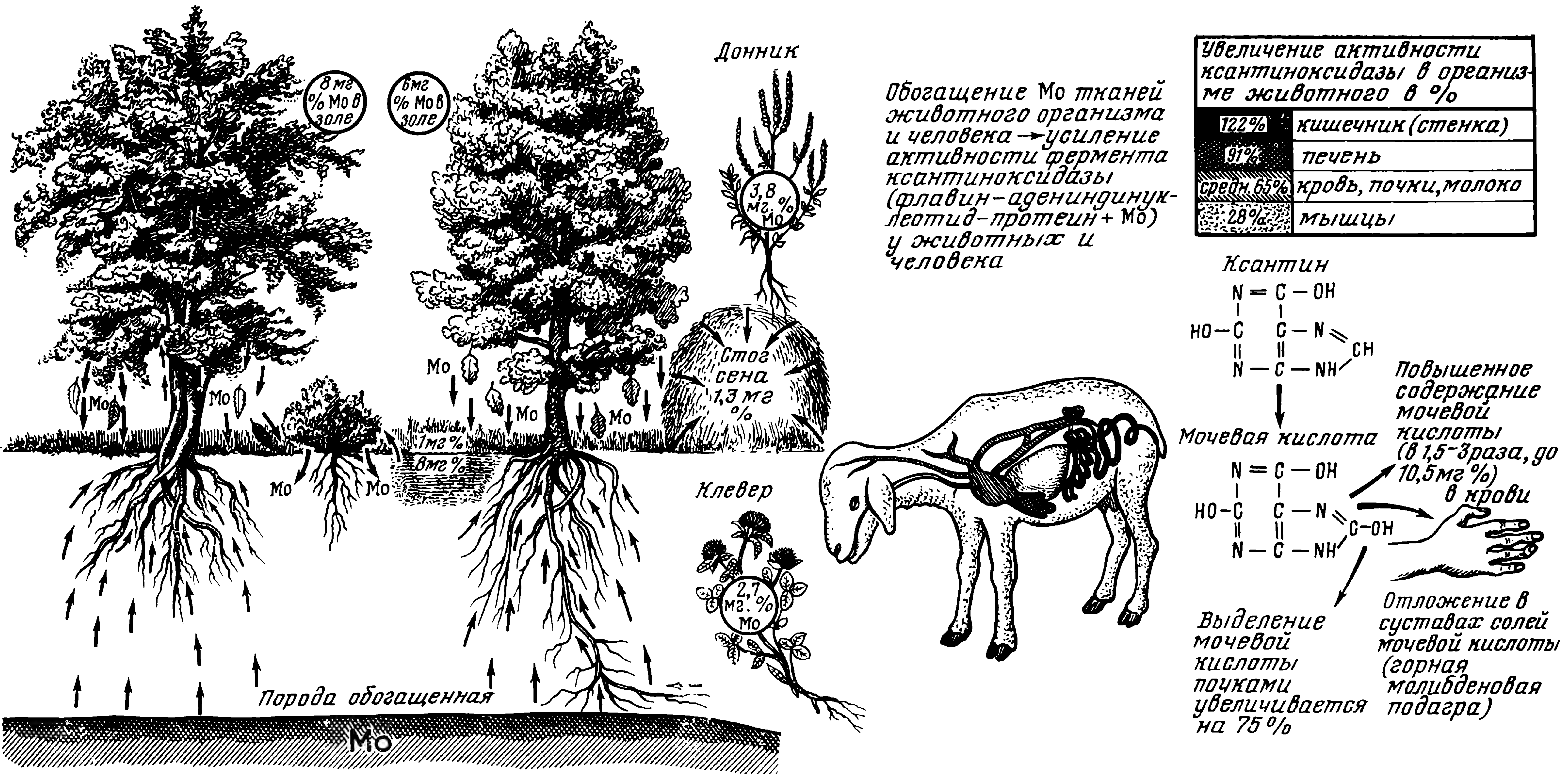


Рис. 5. Биогеохимическая пищевая цепь молибдена в условиях молибденовой биогеохимической провинции (Анкаван, Армения)

и физиологических механизмов их биологической активности, изменчивости обмена веществ и морфологических признаков при различном содержании химических элементов в геохимической среде, роли геохимических факторов среды в эволюции организмов (естественный отбор, приспособляемость, видообразование). Из сказанного следует, что изучение биогеохимических пищевых цепей — одна из основных задач геохимической экологии.

Глава 5

ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ

Оптимальный синтез в организме биологически активных соединений, содержащих микроэлементы, обеспечивающий нормальное протекание жизненных процессов, наблюдается только в определенных пределах концентраций и соотношений в организме и в среде микроэлементов. В этом заключаются главные критерии изучения экологических механизмов связи организмов с геохимической средой. При постепенном повышении концентрации микроэлементов в среде и в пище соответственно сначала нарастает, а затем снижается рост и развитие, способность размножения, синтез биологически активных соединений, иммунно-биологические свойства организма. Так, например, было показано, что рост кроликов задерживается как в результате недостатка, так и избытка кобальта в рационе (рис. 6). Установлено, что подкормка кроликов возрастающими дозами йода, в условиях его недостаточного содержания в кормах, вызывает уменьшение веса щитовидной железы и усиление синтеза соединений йода, а затем, несмотря на увеличение в рационе йода — повышение веса этой железы (рис. 7), снижение синтеза в ней йодсодержащих соединений (рис. 8). Функция же щитовидной железы связана с регуляцией роста, развития, размножения, с иммунно-биологическими свойствами.

Такая же закономерность наблюдается и в отношении синтеза микрофлорой пищеварительного тракта витамина B_{12}. Об интенсивности синтеза витамина B_{12} можно судить по депонированию его печенью животных. Проведенные исследования позволили прийти к выводу, что существует зависимость между содержанием кобальта в среде и накоплением витамина B_{12} в печени овцы: депонирование уменьшается как при недостатке, так и при избытке кобальта (рис. 9; Ковальский, Раецкая, 1955, 1960). Такой же характер обнаруживает в животном организме и зависимость синтеза ксантиноксидазы от содержания в среде и в рационе молибдена (рис. 10), окислительных ферментов — от содержания меди (рис. 11). Эти и другие подобные эксперименты позволяют прийти к выводу о необходимости тщательно дозировать количество микроэлементов, вводимых в организм животных в виде подкормок. Неправильно дозированные микроэлементы, примененные в недостаточном или избыточном количестве, могут не дать ожидаемых положительных эффектов, или оказаться бесполезными и даже вредными.

Реакции организмов на повышенное или пониженное содержание в среде, в рационе химических элементов указывают на присущее организмам свойство — приспособленность к регулированию функций только в условиях определенных пределов изменчивости геохимической среды. Поэтому важным направлением исследований в области геохимической экологии явилось количественное определение недостаточности или из-

быточности химических элементов для организмов в биосфере в ее отдельных компонентах. Необходимым явилось установление пороговых или критических концетраций микроэлементов (Ковальский, 1963, 1969, 1971а, 1971б), от которых начинается их недостаток (нижние пороговые концентрации) или избыток (верхние пороговые концентрации). Очевидно между этими пороговыми концентрациями находятся те количества микроэлементов, которые выражают пределы потребности животных в микроэлементах. Системы организма, регулирующие обмен веществ, не могут быть одинаково эффективными и работать нормально при любых концентрациях микроэлементов, поступающих в организм. В пределах между верхними и нижними пороговыми концентрациями химических элементов организм способен регулировать обменные процессы (пределы потребности), ниже или выше нижних или верхних пороговых концентраций регулирующие системы организма не могут полностью нормализовать обменные процессы (рис. 12).

Животные организмы, приспосабливаясь к среде, вырабатывают механизмы регулирования функций применительно к повышенной и пониженной концентрации химических элементов в среде и рационе. Пороговые концентрации имеют видовой и индивидуальный характер и зависят от приспособленности организмов к данной геохимической среде. Но существуют такие пределы концентраций химических элементов, с которыми уже не могут справиться регулирующие системы (депонирования, выделительная, барьерная, функция распределения микроэлементов между органами и тканями, синтеза биологически активных соединений и другие), в этом случае происходит срыв функций, возникают дисфункции. Исследование этих вопросов показывает глубокую экологическую связь индивидуальных организмов и популяций, как форм существования вида, с геохимической средой.

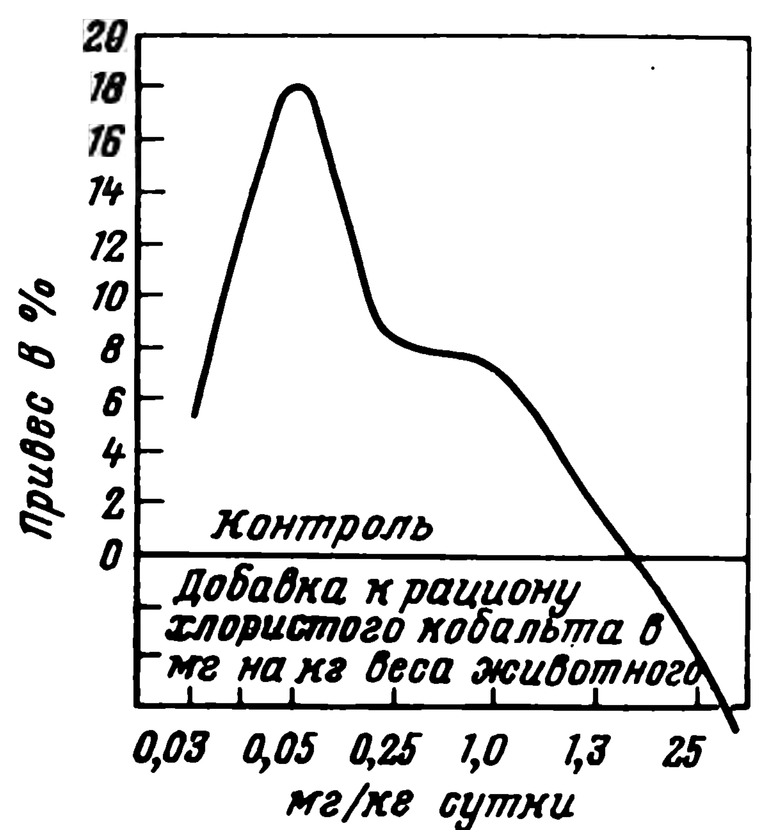


Рис. 6. Влияние хлористого кобальта на привесы кроликов (по Давыдову и Дружининой, 1962)

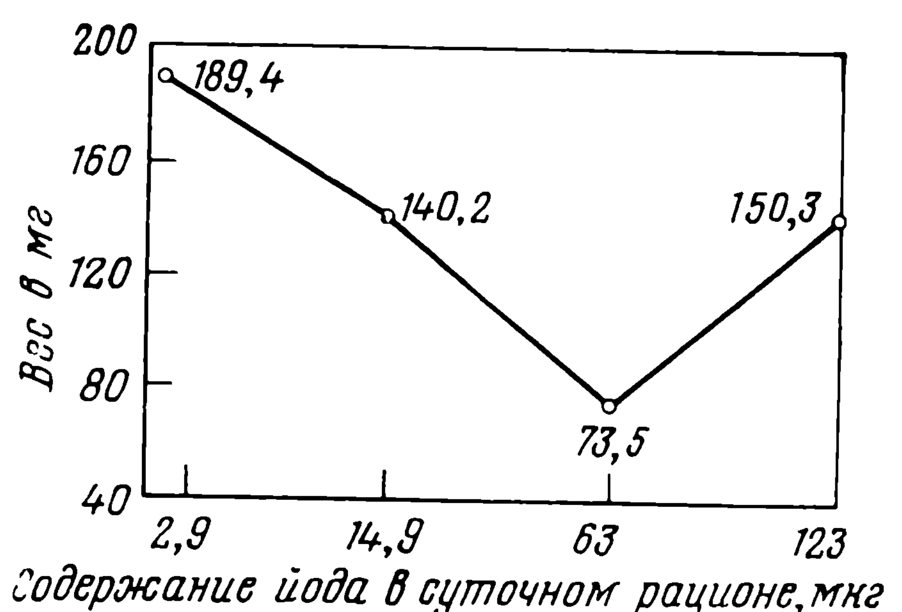


Рис. 7. Влияние различных доз йода на вес щитовидной железы у кролика

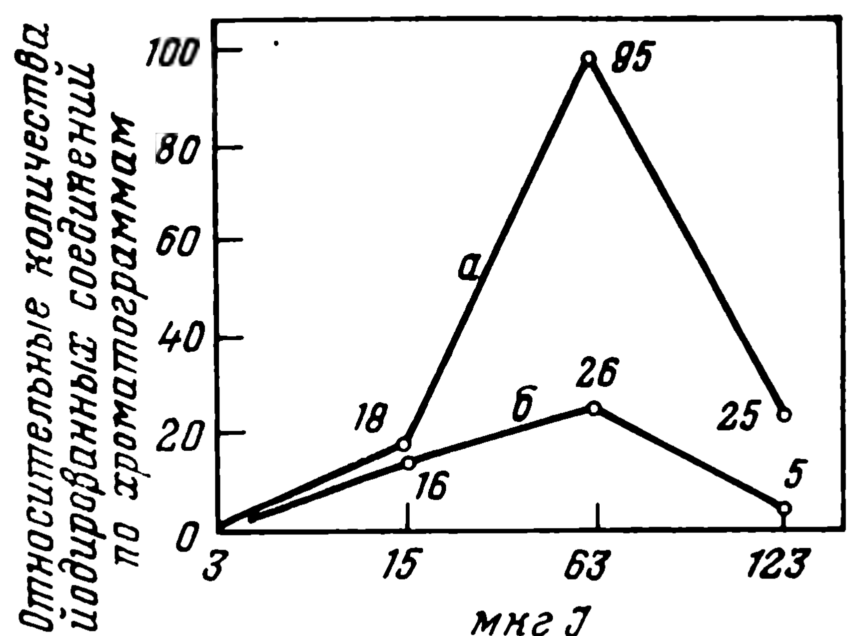


Рис. 8. Синтез йодированных соединений щитовидной железы кролика в зависимости от разного содержания йода в суточном рационе (по Ковальскому, Густуну, 1962)

а — дийодтирозин+монойодтирозин;
б — йодтиронины+тироксин

Так как в эндемических зонах число заболеваний, обусловленных избытком или недостатком микроэлементов, растет или убывает в определенной степени параллельно росту или уменьшению геохимического фактора, вызывающего эндемию, то некоторые авторы считают, что пороговое действие геохимических факторов не проявляется. В действительности же, уменьшение, как и увеличение

числа заболеваний при этих условиях, объясняется исключительно изменением числа приспособленных, чувствительных к данному фактору организмов в данной их популяции. Очевидно, чем ниже концентрация химического элемента, вызывающая эндемию (например, йода, кобальта, меди), тем больше особей в популяции менее приспособленных к крайним условиям, тем чаще происходит срыв регулирующих функций и выявляется действие индивидуальной критической концентрации микроэлементов. То же касается увеличения числа заболеваний при повышении концентрации микроэлемента, вызывающего эндемическое заболевание (например, стронция, молибдена, меди, никеля, свинца, бора).

Таким образом, для каждого организма существует такая критическая концентрация химического элемента, при которой происходит срыв регулирующих функций, что и ведет к эндемической болезни. Так как регулирующие системы не только у отдельных видов, пород, но и у различных особей обладают различной чувствительностью к химическим факторам среды, то при определенной концентрации химических элементов наблюдаются различные степени проявления болезни и обычно не наступают явления дисфункции одновременно у всех организмов данной популяции. В естественных условиях редко встречаются ситуации, когда концентрация химических элементов является критической для всех индивидуумов популяции данного вида. Это могло бы привести к вымиранию вида в определенном ареале. В искусственных условиях такую концентрацию химических элементов всегда можно подыскать, но она окажется различной для организмов популяций, взятых из различных природных условий. Наконец, могут быть подобраны концентрации элементов, вызывающих одинаковый эффект независимо от условий жизни организмов в природных условиях.

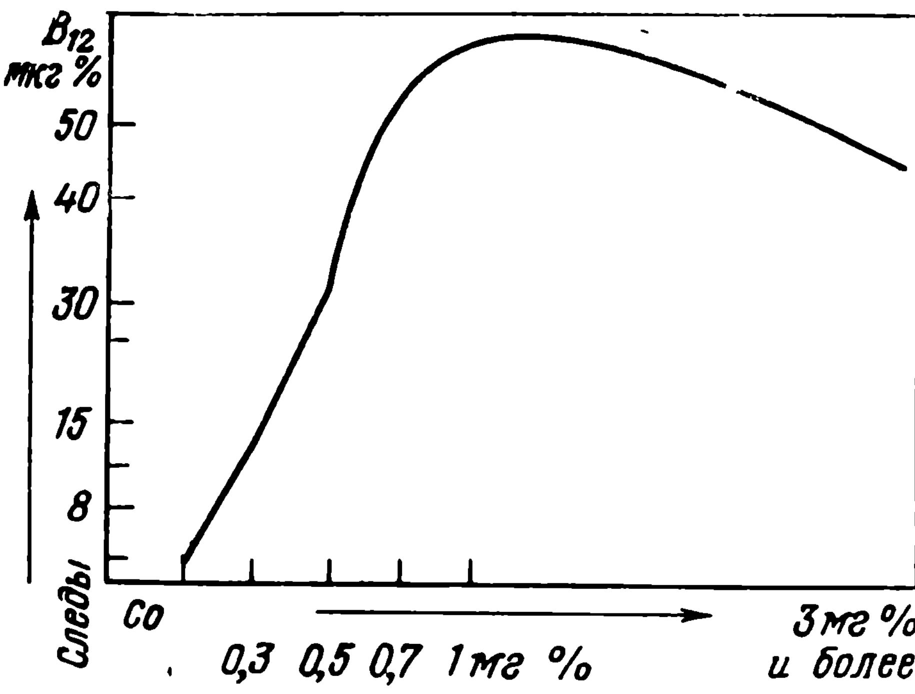


Рис. 9

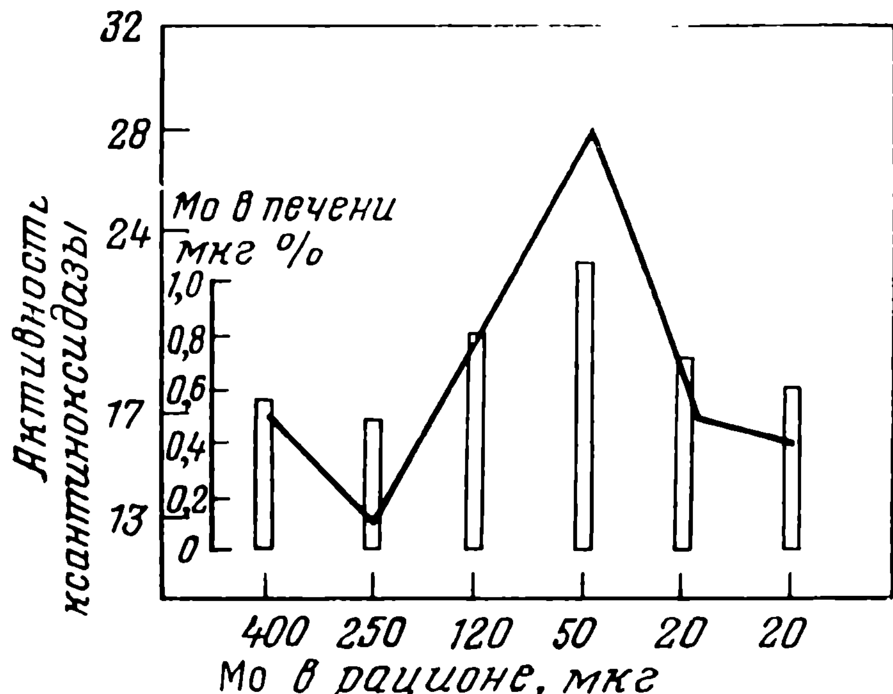


Рис. 10

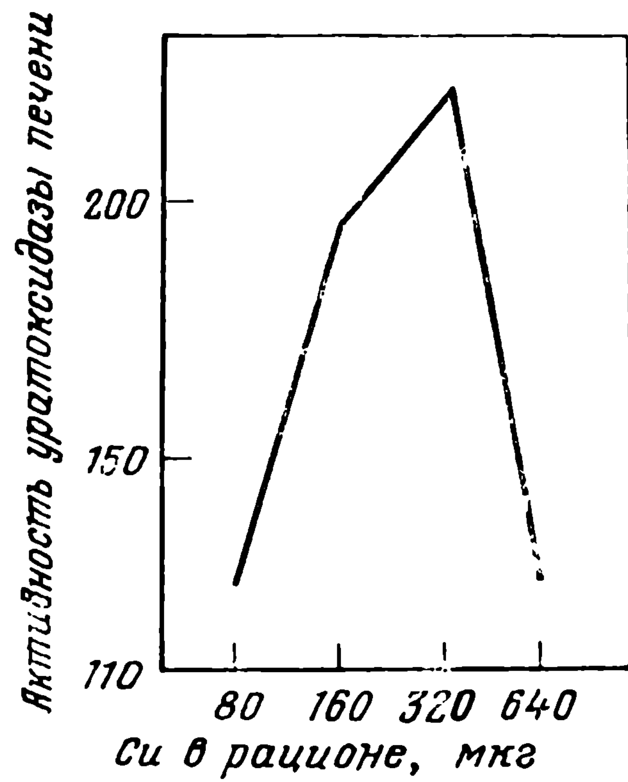


Рис. 11

Рис. 9. Содержание витамина B_{12} в печени овцы в зависимости от содержания кобальта в геохимической среде

Рис. 10. Влияние молибдена на синтез и активность ксантиноксидазы в печени крыс

Рис. 11. Влияние меди на синтез и активность уратоксидазы в печени крыс

В эндемических районах эндемическими заболеваниями поражено обычно около 5—20% поголовья популяции определенного вида или породы сельскохозяйственных животных, в некоторых случаях больше, но число приспосабливающихся, как правило, преобладает над числом заболевающих. Изложенные соображения указывают на трудности определения критических концентраций микроэлементов. В настоящее время можно считать, что пороговой, критической, концентрацией кобальта является содержание его в пастбищных растениях нечерноземной зоны СССР менее $2{,}5 \cdot 10^{-5}$—$5 \cdot 10^{-6}$% (при этом развиваются у овец гипо- и авитаминозы B_{12}). На основании литературных данных пороговой концентрацией кобальта для Нидерландов является величина $2{,}6 \cdot 10^{-5}$—$5 \cdot 10^{-6}$%, для Англии — $2 \cdot 10^{-5}$—$1 \cdot 10^{-6}$%, для США — $3 \cdot 10^{-6}$—$6 \cdot 10^{-6}$%, для Канады — $1 \cdot 10^{-6}$ — $2 \cdot 10^{-6}$% (злаковое сено), для Австралии — $2 \cdot 10^{-6}$—$7 \cdot 10^{-6}$%, для Новой Зеландии — $7 \cdot 10^{-6}$%. Колебания пороговой концентрации кобальта для разных стран объясняются различием геохимических условий, состояния животных и проч. Несмотря на это, приведенные пороговые концентрации оказались, в среднем, довольно близкими для овец разных стран, что, по-видимому, характеризует этот вид животных.

На основании исследований, проведенных нами и другими исследователями, можно сопоставить содержание кобальта в почвах, пастбищных растениях и сене с распространенностью заболеваний, которое отражает пороговую чувствительность к концентрации кобальта в кормах (табл. 5), и определить различные градации экстремальных условий.

Для недостатка или избытка меди также определена пороговая чувствительность (табл. 6).

Пороговая чувствительность овец или крупного рогатого скота к молибдену наблюдается при содержании молибдена в растениях около

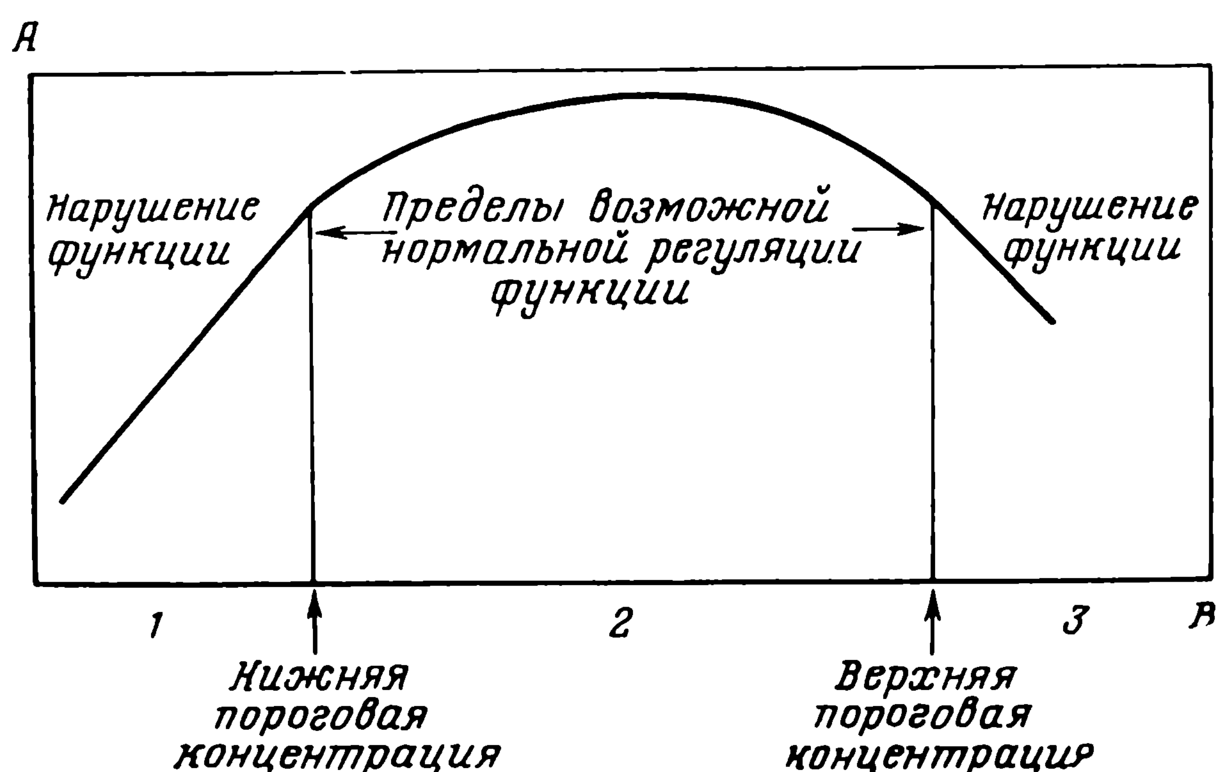


Рис. 12. Зависимость регуляторных процессов в организме (*A*) от недостаточного (*1*), нормального (*2*) и избыточного (*3*) содержания микроэлементов в рационе (*B*) животных разных видов при различных биологических состояниях

$2 \cdot 10^{-3}$% (Англия), $1{,}6 \cdot 10^{-3}$% (Новая Зеландия), $1 \cdot 10^{-3}$—$9 \cdot 10^{-4}$% (СССР, Армения).

Пороговая чувствительность у овец к бору может проявиться (эндемические борные энтериты) при содержании его в суточном рационе около 27 *мг*, к йоду (эндемическое увеличение щитовидной железы, эндемический зоб) — при содержании у 75% растений от $8 \cdot 10^{-6}$ до $2 \cdot 10^{-7}$ йода, к фтору у различных животных (флюорозы или кариес зубов) — при содержании в водах выше или ниже $5 \cdot 10^{-5}$%, к селену — при содержании в кормах больше $n \cdot 10^{-5}$, может быть ниже $n \cdot 10^{-7}$%.

Указанные пороговые, критические концентрации микроэлементов — градации экстремальных условий не во всех случаях являются соответствующими конкретным условиям, существующим в природе, так как они могут меняться в зависимости от адаптации животных организмов к геохимическим факторам среды и биологических состояний вида.

Таблица 5

Условия проявления внутрипопуляционной пороговой чувствительности овец к недостатку или избытку кобальта в различных условиях геохимической среды

Содержание кобальта, *мкг%*		Заболевания	Пороговая чувствительность
в почвах	в пастбищах, растениях, сене		
до 200 (недостаточность, Ярославская обл.)	до 10	Акобальтозы, лизухи, анемии, гипо- и авитаминозы B_{12}	У многих животных: около 20% и более
от 200 до 400 (частичная недостаточность, Ярославская обл.)	от 10 до 25	То же	Около 5—10%, редко до 20%
от 400 до 700 (редкая недостаточность, Ярославская обл.)	от 25 до 50	»	Менее 5%
от 700 до 1300 (достаточность, черноземная зона)	выше 50	»	Нет
Выше 3000 (избыток, Азербайджанская ССР)		Синтез витамина B_{12} может несколько угнетаться	

Таблица 6

Условия проявления внутрипопуляционной пороговой чувствительности овец к недостатку или избытку меди в различных условиях геохимической среды

Содержание меди, *мкг%*		Заболевания	Пороговая чувствительность
в почвах	в пастбищах, растениях, сене		
до 600 (недостаточность, Ярославская обл.)	от 50 до 300	Анемии, лизухи	У многих животных: около 20% и более
от 600 до 1000 (распространена недостаточность, Ярославская обл.)	от 300 до 500	То же	От 5 до 20%
от 1000 до 1300 (редко встречается недостаточность, Ярославская обл.)	от 500 до 700	»	Около 5% и менее
от 1300 до 1700 (достаточность, черноземная зона)	от 700 до 1500	»	Нет
от $6 \cdot 10^{-3}$ до $7 \cdot 10^{-2}$% (избыток, Ю. Башкирия)	$6 \cdot 10^{-3}$ — $3 \cdot 10^{-2}$% (Австралия — $6{,}2 \cdot 10^{-3}$%)	Анемии, гемолитическая желтуха, поражение печени	У многих животных

В природе наблюдаются определенные закономерности и последовательность в проявлении биологических эффектов, вызываемых избытком или недостатком микроэлементов (рис. 13). Приведенная схема показывает вероятные пути появления биологических реакций в зависимости от содержания химических элементов в среде.

Сбалансированное нормальное содержание химических элементов в среде, умеренный недостаток или избыток, определенный или резкий недостаток или избыток (экстремальные условия) при изучении биогеохимических проблем нужно понимать не только в геохимическом смысле, но и в биологическом — чувствительности и приспособленности ор-

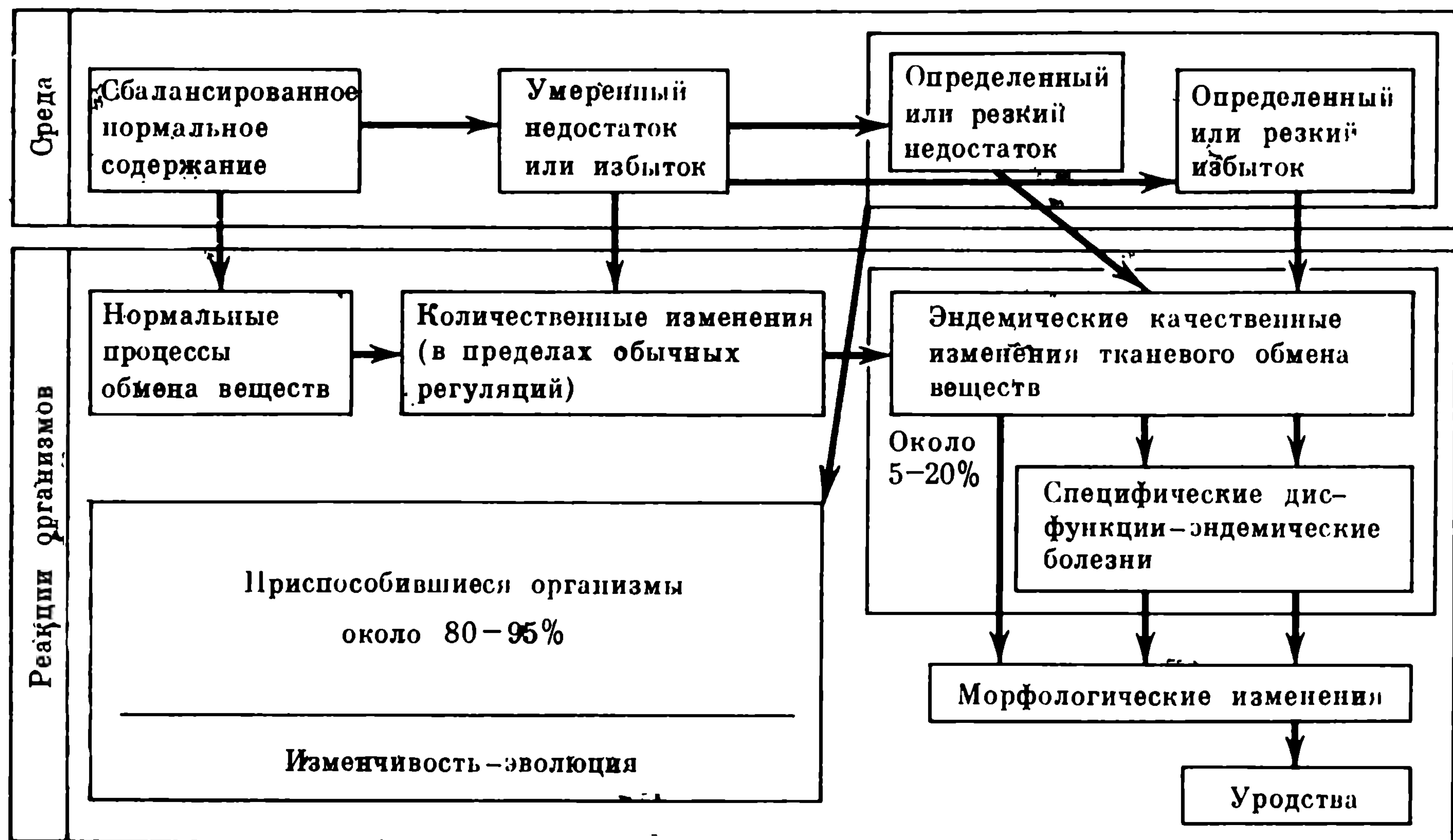


Рис. 13. Схема реакций животных организмов, вызываемых различным содержанием химических элементов в среде

ганизмов, как единиц популяций, к различным концентрациям химических элементов и их соотношениям, и ответным биологическим реакциям на повышение или понижение содержания элементов в среде. В таком случае приходится учитывать недостаток или избыток тех химических элементов, какие прямо или косвенно связаны с наблюдаемыми биологическими реакциями.

Большим успехом биохимического физиологического и зооотехнического изучения этих вопросов, основой теории и практики применения микроэлементов в животноводстве, явились количественные определения пороговых концентраций микроэлементов по содержанию в почвах (табл. 7) и в кормах (табл. 8).

Пороговые концентрации микроэлементов, определенные для почв и кормов,— величины относительные, так как могут повышаться или понижаться в зависимости от вида животных, из биологического состояния, концентрации других химических элементов в почвах и кормах, сезона года и пр.

Таблица 7

Пороговые концентрации химических элементов в почвах
(В. В. Ковальский, 1969)

Химический элемент	Число исследований	Пределы содержания элементов (*мг/кг*)		
		недостаточное (нижние пороговые концентрации)	норма (в пределах нормальной регуляции функций)	избыточное (верхние пороговые концентрации)
Co	2400	< 2—7	7—30	> 30
Cu	3194	< 6—15	15—60	> 60
Mn	1629	до 400(?)	400—3000	> 3000
Zn	1927	до 30	30—70	> 70
Mo	1216	до 1,5	1,5—4	> 4
B	879	< 3—6	6—30	> 30
Sr	1269	Не установлено	до 600	600—1000
J	491	< 2—5	5—40	> 40

Таблица 8

Пороговые концентрации химических элементов для сельскохозяйственных животных, *мг/кг* **сухого вещества корма** (В. В. Ковальский, 1971б)

Химический элемент	Число исследований	Среднее содержание в пастбищных растениях СССР	Недостаток (нижняя пороговая концентрация)	Норма (пределы при нормальной регуляции функций у животных различных видов в различных биологических состояниях)	Избыток (верхняя пороговая концентрация)
J	397	0,18	до 0,07	0,07—1,2	0,8—2,0 и выше
Co	859	0,32	до 0,1—0,25	0,25—1 и выше	1 и выше
Mo	537	1,25	до 0,2	0,2—2,5	2,5—3 и выше
Cu	937	6,4	до 3—5	3—12 и выше	20—40 и выше
Zn	519	21	до 20—30	20—60 и выше	60—100 и выше
Mn	859	73	до 20	20—60 и выше	60—70 и выше
Fe	291	190	до 25	24—30 и выше	—

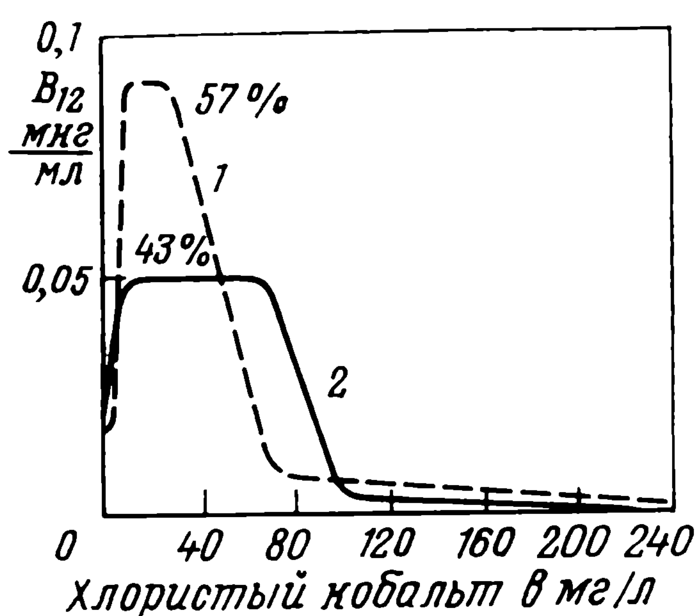
В настоящее время данные о пороговых концентрациях послужили важными критериями определения потребности сельскохозяйственных животных и птиц в микроэлементах (Ковальский в кн. «Рекомендации...», 1972).

Геохимическая экология пользуется пороговыми концентрациями для определения возможного характера действия химических элементов среды на организмы, объединенные в популяции.

Пороговые концентрации химических элементов являются важными факторами регуляции жизнедеятельности растений и микроорганизмов. Их характер определяет критерии для расселения организмов и их популяций, выбора среды с определенными геохимическими условиями. Но и организмы, приспосабливаясь к среде, могут изменить свою пороговую чувствительность к ее условиям.

Пороговая чувствительность хорошо выявляется у почвенных микроорганизмов при выращивании выделенных штаммов в присутствии определенных химических элементов, взятых в различных концентрациях, встречающихся в естественной геохимической среде. При этом, обнаруживается удивительная связь пороговой чувствительности и адаптированности микроорганизмов к геохимическим условиям среды (Ковальский, Летунова, 1959; Летунова, 1959).

На рис. 14 и 15 показана зависимость внутрипопуляционной изменчивости синтеза витамина B_{12} Act. levoris от содержания кобальта в воде водоемов субрегионов биосферы с недостаточным содержанием кобальта ($5\cdot10^{-4}$%, Ярославская обл.) и обогащенных кобальтом ($3\cdot10^{-3}$%, Азербайджанская ССР). У актиномицетов, живущих в илах с более низким содержанием кобальта, нижняя пороговая концентрация его на литр культуральной среды при синтезе витамина B_{12} близка к 10 *мг/л*, верхняя — 30—70 *мг/л*, а для живущих в богатых кобальтом илах — нижняя пороговая концентрация около 20 *мг/л*, верхняя — 100 *мг/л* и более. Приспособленность актиномицетов к условиям среды определяет величину пороговых концентраций кобальта при синтезе микрофлорой витамина B_{12}. Среди штаммов, выделенных из обогащенных кобальтом илов, около 54% характеризуются способностью синтезировать витамины B_{12} в широких пределах содержания кобальта в среде (верхняя пороговая граница выше величины 240 *мг* кобальта на литр среды). Подобные зависимости пороговых границ от естественного содержания кобальта в илах наблюдаются при синтезе витамина



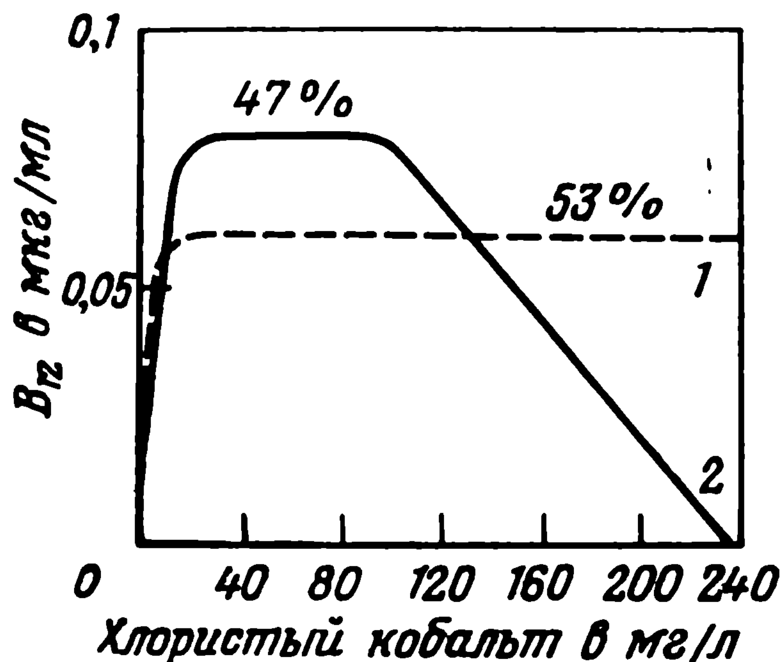


Рис. 14. Зависимость синтеза витамина B_{12} актиномицетом (Act. levoris) от содержания кобальта в иле водоемов биогеохимической провинции, бедной кобальтом (Ярославская обл.)

1 — 57% штаммов, *2* — 43% штаммов

Рис. 15. Зависимость синтеза витамина B_{12} актиномицетом (Act. levoris) от содержания кобальта в иле водоемов биогеохимической провинции, богатой кобальтом (Азербайджанская ССР)

1 — средние из 10 штаммов; *2* — средние из 10 других штаммов

B_{12} Bac. megaterium (рис. 16 и 17). Пороговые концентрации кобальта здесь отчетливо выражены. Во всех случаях обнаружена внутрипопуляционная изменчивость пороговой чувствительности микроорганизмов к различным концентрациям кобальта, которая показывает, что в пределах одной популяции существуют штаммы микроорганизмов, не одинаково приспособленные к синтезу витамина B_{12}. Внутрипопуляционная физиологическая гетерогенность вида хорошо видна при исследовании реакции иловых или почвенных микроорганизмов на различные концентрации кобальта, молибдена, ванадия, меди, бора, урана и других элементов и может быть дифференцирована по характеру изменений нижних и верхних пороговых концентраций для роста микроорганизмов, поглощения ими металлов из среды, синтеза различных веществ (например, витаминов, биологически активных соединений, ферментов), способности фиксировать азот атмосферы и проч.

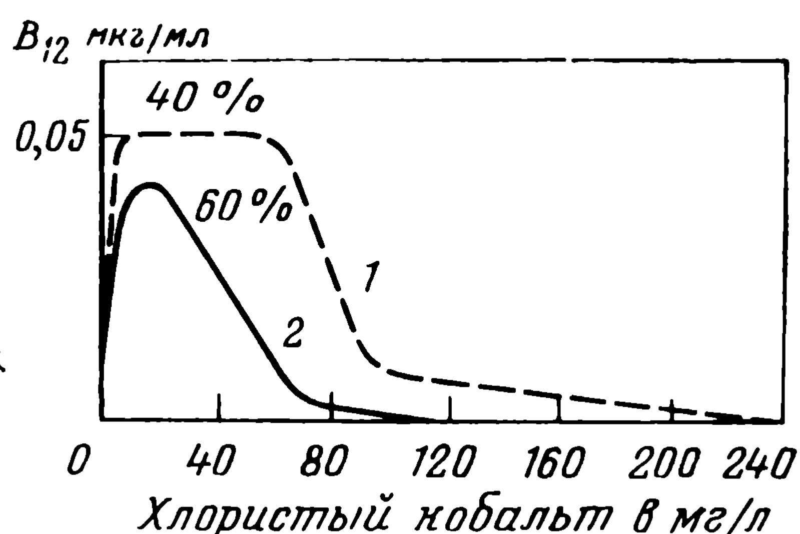
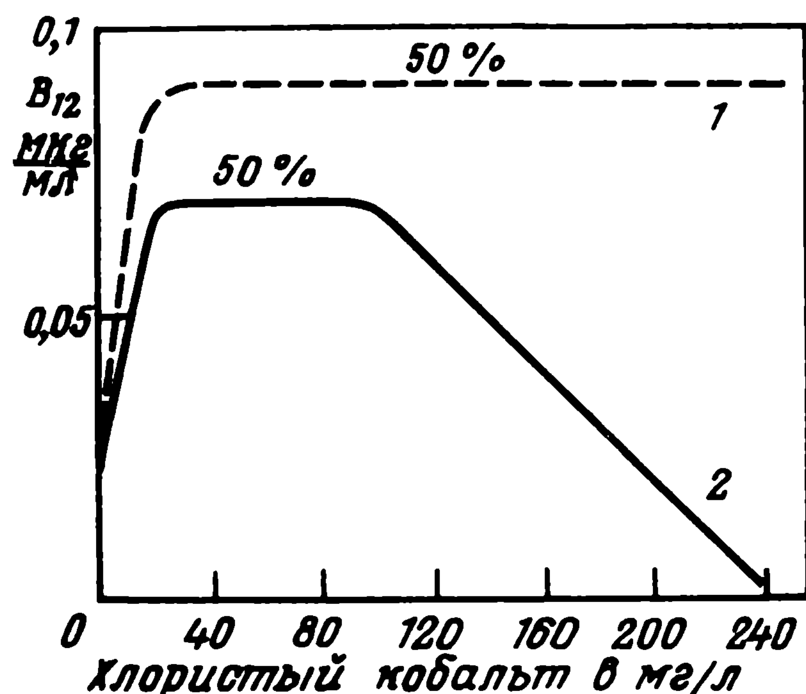


Рис. 16. Зависимость синтеза витамина B_{12} бактериями (Bac. megaterium) от содержания кобальта в иле водоемов биогеохимической провинции, бедной кобальтом (Ярославская обл.)

1 — средние из 7 штаммов; *2* — средние из 10 других штаммов

На рис. 18 показана внутрипопуляционная изменчивость пороговых концентраций урана по отношению к росту микроорганизмов Bac. megaterium, выделенных из ила оз. Иссык-Куль, являющегося водной частью урановой биогеохимической провинции Иссык-Кульской котловины. Илы озера содержат повышенную концентрацию урана ($1{,}5 \cdot 10^{-3}$%) (Летунова, Ковальский, 1971). У 47% исследованных штаммов нижняя пороговая концентрация урана равна $2{,}8 \cdot 10^{-7}$% в культуральной среде, верхняя — выше $8{,}3 \cdot 10^{-4}$%; у 53% штаммов нижняя пороговая концентрация — $2{,}8 \cdot 10^{-4}$%; а верхняя — за пределами исследованных концентраций, у 10% штаммов нижняя пороговая концентрация около $2{,}8 \cdot 10^{-7}$% урана, верхняя — около $2{,}8 \cdot 10^{-5}$% урана.

Следовательно, в пределах одной популяции Bac. megaterium находятся организмы с различной способностью роста в зависимости от содержания урана в среде.



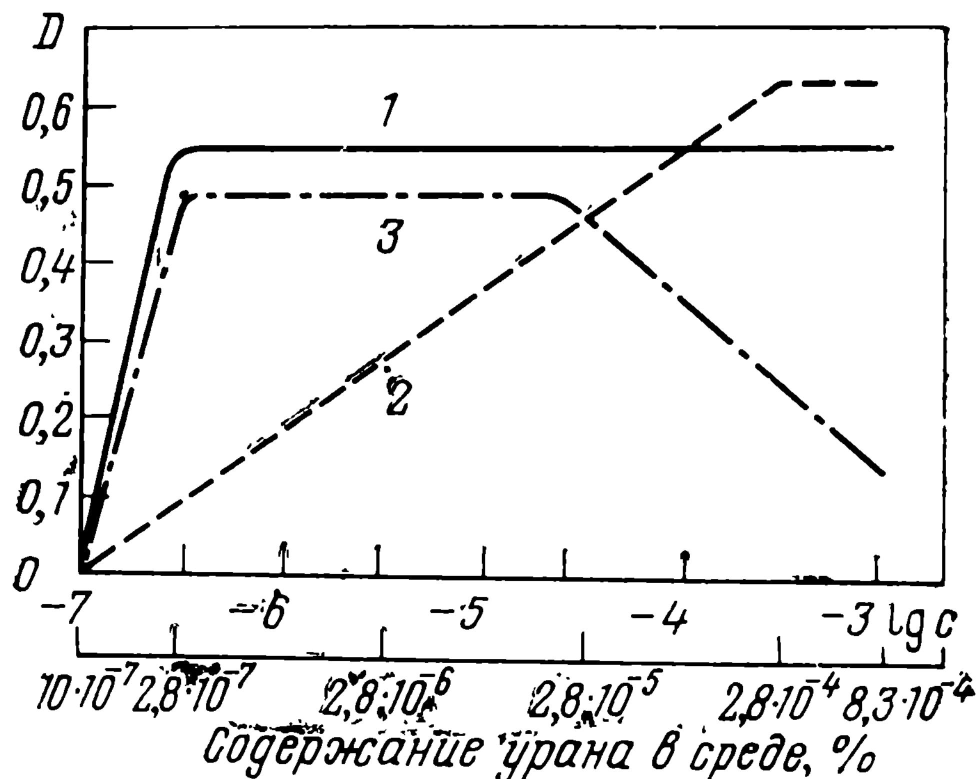


Рис. 17. Зависимость синтеза витамина B_{12} бактериями (Bac. megaterium) от содержания кобальта в иле водоемов биогеохимической провинции, богатой кобальтом (Азербайджанская ССР)

1 — средние из 9 штаммов; *2* — средние из 8 других штаммов

Рис. 18. Физиологическая гетерогенность популяции (Bac. megaterium), обитающей в иле оз. Иссык-Куль

1 — 47% штаммов, *2* — 43% штаммов, *3* — 10% штаммов

Экологическое изучение пороговых концентраций химических элементов позволяет глубже понять единство организмов и геохимической среды. Географические и местные изменения концентрации элементов во внешней среде обуславливают выработку у организмов определенной пороговой чувствительности, которая служит важным механизмом регуляции физиологических процессов.

Штаммы, выделенные из популяций почвенных микроорганизмов Bac. megaterium, взятых в субрегионах биосферы с различным содержанием бора, характеризуются различной пороговой приспособленностью к геохимической среде. Исследовано 48 штаммов одной популяции, выделенных из почвенного монолита (0,5—1 *г*) бурой пустынно-степной почвы Северо-Западного Казахстана, содержащей $3 \cdot 10^{-2}\%$ бора, 16 штаммов из микробной популяции черноземной почвы Курского заповедника, которая в 13 раз беднее бором ($2{,}3 \cdot 10^{-3}\%$) и 38 штаммов из популяции дерново-подзолистых почв Ярославской обл., содержащих только $1 \cdot 10^{-3}\%$ бора. Каждый штамм выращивался минимум 3 раза при каждой исследованной концентрации бора, т. е. рост бактерий при каждой концентрации определялся на основании 144 посевов для бурой пустынно-степной почвы, 60 — для курских черноземов и 114 для дерново-подзолистых почв. На этом большом материале было показано, что нижние и верхние пороговые концентрации бора в культуральной среде характеризуют в определенной степени рост бактерий, выделенных из почв различных субрегионов (рис. 19). Нижние пороговые границы (рис. 19, *А*) оптимального роста Bac. megaterium, выделенных из курских черноземов и ярославских дерново-подзолистых почв, наблюдаются при меньших концентрациях бора (буры <0,1 *г/л*), чем для бактерий того же вида, выделенных из бурой пустынно-степной почвы Северо-Западного Казахстана (около 1 *г/л*). При концентрациях буры 2 или 3 *г/л* процент ярославских и курских штаммов, дающих оптимальный рост, меньше чем казахстанских штаммов. Верхние пороговые границы (рис. 19, *Б*), при которых наблюдается оптимальный рост, в большем проценте случаев у курских и ярославских штаммов, соответствуют концентрациям

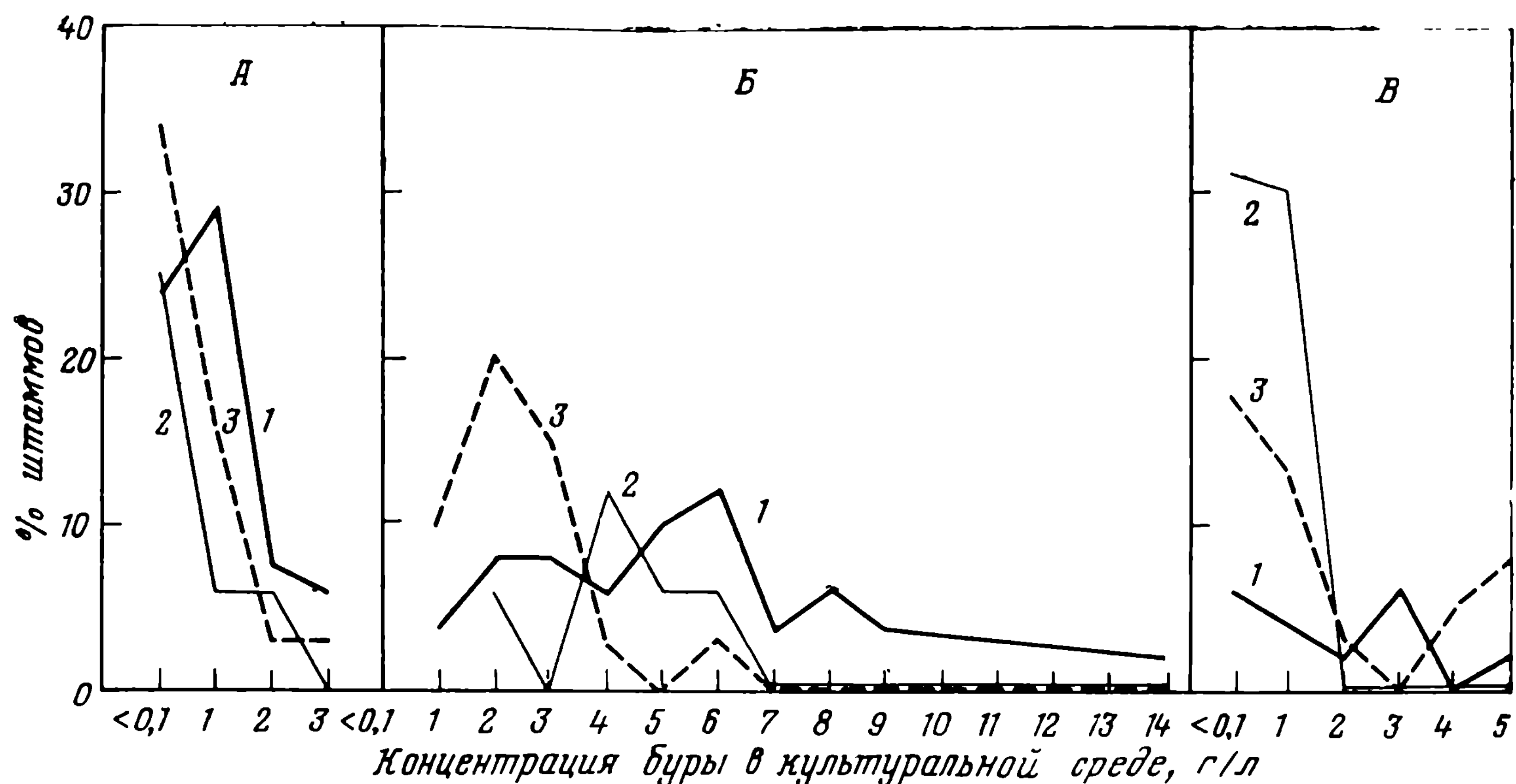
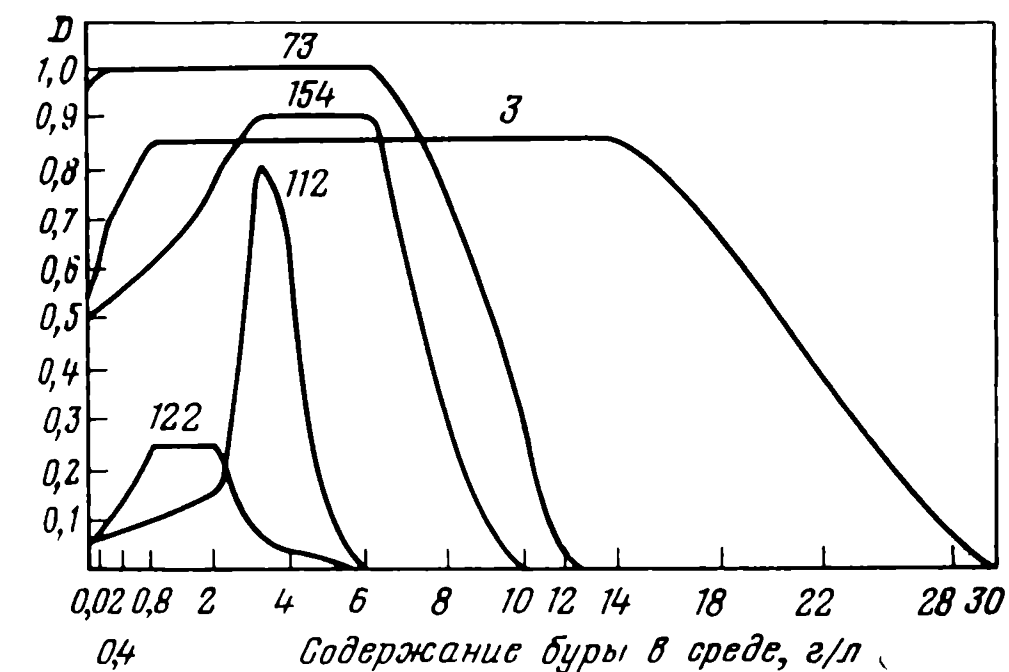


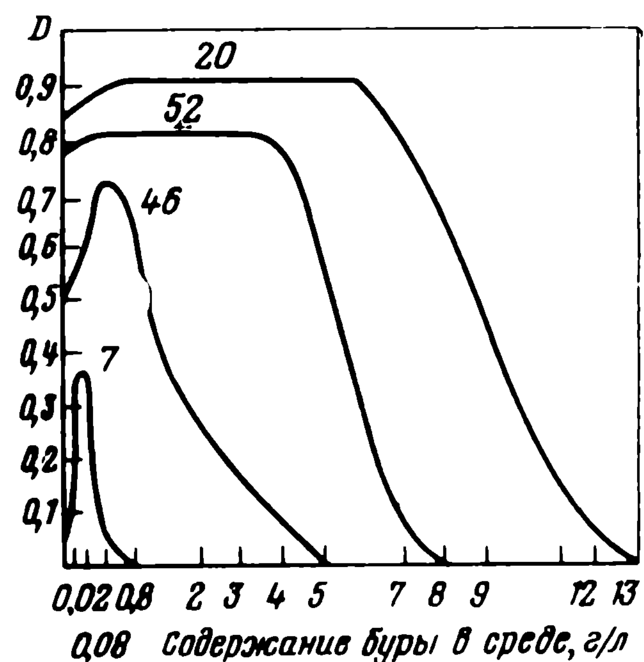
Рис. 19. Рост популяции Bac. megaterium. Характеристика верхней (*А*) и нижней (*Б*) пороговых концентраций, случаи сближения нижних и верхних пороговых концентраций (*В*)

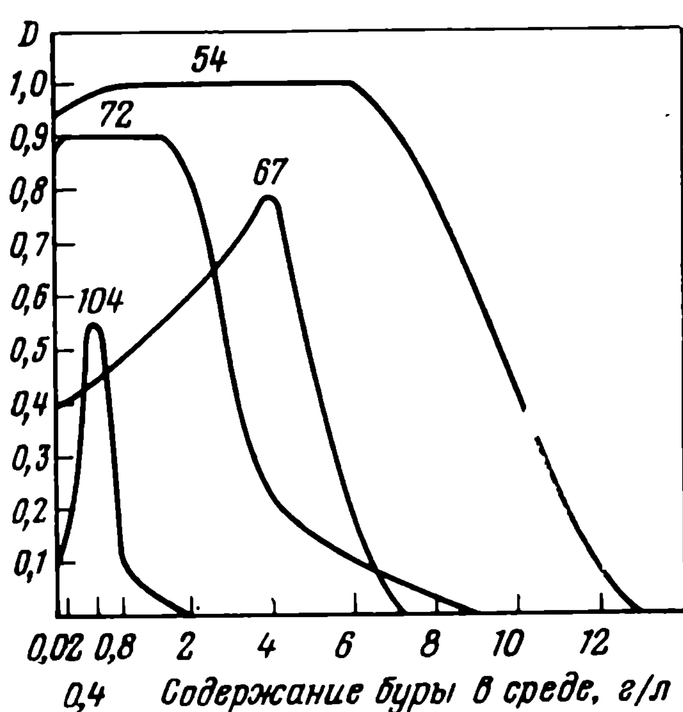
1 — бурая пустынно-степная почва, содержащая $3 \cdot 10^{-2}$% бора; *2* — черноземная почва, содержащая $2{,}3 \cdot 10^{-3}$% бора; *3* — дерново-подзолистая почва, содержащая $1 \cdot 10^{-3}$% бора

буры в среде 2 и 4 *г/л*, тогда как для казахстанских штаммов — 6 *г/л*. Курские и ярославские штаммы при концентрации буры выше 7 *г/л* не растут, тогда как у определенного процента казахстанских штаммов рост наблюдался при всех испытанных концентрациях (до 14 *г/л*). В этих исследованиях показана определенная зависимость нижних и верхних пороговых концентраций бора от его содержания в почве субрегионов, из которых выделены рассматриваемые популяции микроорганизмов. Физиологические различия пороговых границ роста микроорганизмов по их отношению к бору характеризуют популяции, выделенные из различных почв, но они не раскрывают форм адаптации, которые определяются положением нижних и верхних пороговых границ и способностью роста за их пределами (по Ковальскому, Летуновой, Алтынбаевой, 1972—1973 гг.).

На рис. 20 показаны формы ростовых кривых Bac. megaterium в зависимости от концентрации бора в культуральной среде и от содержания бора в почвах, из которых получены штаммы исследуемых популяций. У штаммов, выделенных в весенний сезон, из бурой пустынно-степной почвы (Северо-Западный Казахстан), обогащенной бором (рис. 20, *1*), как ранее указывалось, предельные концентрации этого элемента в культуральной среде, при которых возможен рост, неодинаковы и могут колебаться от следов буры до 30 *г/л* этого вещества. Пределы концентраций, оптимальные для роста, варьируют у различных штаммов этой популяции от 0,02 до 14 *г/л*. У штаммов популяции, выделенной из чернозема (Курский заповедник) (рис. 20, *2*), пределы концентрации бора, при которых возможен рост, находились в интервале от 0,02 до 13 *г/л*, оптимальные для роста — от 0,02 до 7 *г/л*. У штаммов популяции, полученной из дерново-подзолистой почвы (Ярославская обл.), эти величины составляли, соответственно, от 2 до 13 *г/л* и 0,02—7 *г/л* (рис. 20, *3*). Анализ адаптивных ростовых кривых у штаммов, входящих в природные популяции различных субрегионов биосферы, позволяет установить возможные переходы от оптимума роста, при котором максимально сближены нижние и верхние пороговые границы (ростовая кривая образует острый пик), до оптимальных зон роста, характеризующихся различной величиной интервала между нижней и верхней пороговыми границами.







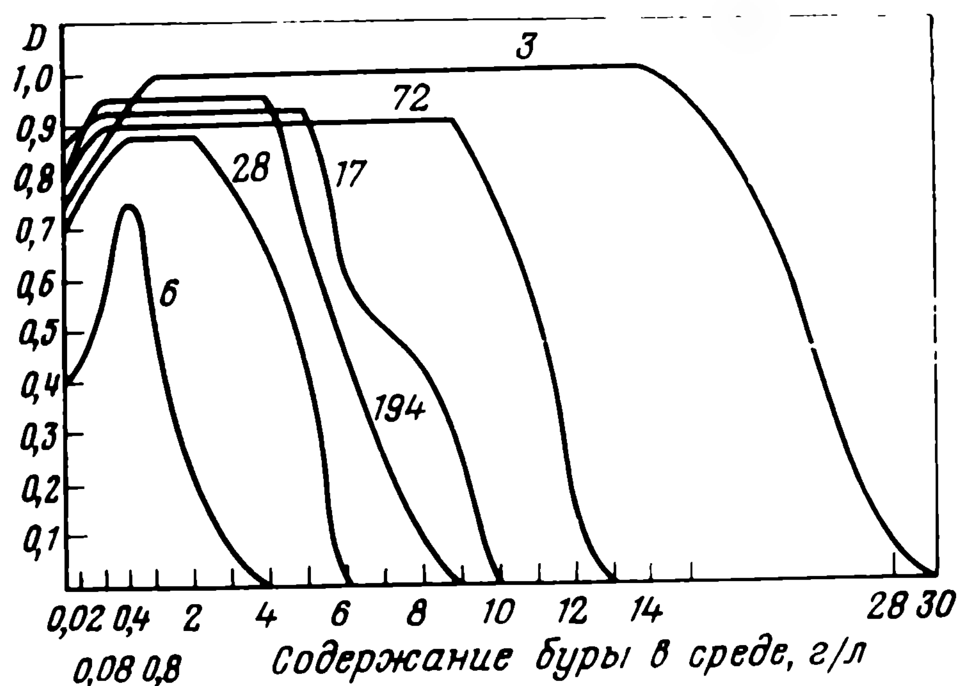


Рис. 20. Формы ростовых кривых Bac. megaterium в зависимости от концентрации бора в культуральной среде и от содержания бора в почвах, из которых получены исследуемые штаммы

I—III — почвы: *I* — бурые пустынно-степные (С.-З. Казахстан), *II* — черноземы (Курская обл.), *III* — дерново-подзолистые (Ярославская обл.), *IV* — эволюция приспособительных реакций роста

К штаммам с максимально сближенными нижними и верхними пороговыми границами относятся в различных изученных популяциях штаммы 112, 67 и 104, 7 и 46. Штаммы из одной популяции характеризуются различными размерами плато оптимального роста.

На рис. 20 можно проследить постепенное увеличение размеров плато оптимального роста микроорганизмов. В каждой популяции, выделенной из различных субрегионов, эта закономерность повторяется, но процент штаммов, дающих сходные кривые роста, является характерным для популяций (рис. 19). Так, например, процент штаммов, у которых верхняя пороговая граница чаще соответствует наибольшим концентрациям бора, характерен для популяции бурой пустынно-степной почвы Казахстана. Для этой популяции характерна также частая встречаемость более широких плато оптимального роста микроорганизмов. Наибольший процент штаммов с максимально сближенными порогами, наоборот, характеризует курские (31%) и ярославские (18%) штаммы по сравнению с казахстанскими (6%) (см. рис. 19, *В*). Такие штаммы с максимально сближенными нижними и верхними порогами наименее приспособлены к условиям среды, так как ограничены их адаптивные возможности. Расширение границ оптимального роста микроорганизмов свидетельствует о большей их приспособленности к условиям геохимической среды, так как они лучше могут удовлетворить потребность в боре в широком интервале его концентраций, и позволяет им более гибко реагировать па изменения среды. По-видимому, в экстремальных условиях действия геохимических факторов среды эволюция приспособительных реакций идет в направлении расширения пределов концентраций, оптимальных для роста (рис. 20, *4*).

Для штамма Bac. megaterium 3 с наследственно закрепленной выносливостью к бору предельная концентрация бора, при которой возможен рост, близка к 30 *г/л* (бура), тогда как у других штаммов она достигает только 13—14 *г/л*. Такой мутантный штамм, вероятно, возник в результате отбора, имеет преимущества в адаптациях, являясь необходимым в эволюции вида в экстремальных геохимических условиях.

Пороговая чувствительность организма — это свойство клеточной протоплазмы, регулирующих систем целого организма. Она должна проявиться на всех этапах эволюции жизни.

Развитие приспособительных реакций организмов к геохимическим условиям среды, к определенным концентрациям химических элементов в среде составляет одну из характеристик организации биосферы. Поэтому одной из важных задач геохимической экологии является раскрытие закономерностей возникновения таких реакций, описание их, разработка их классификации и установление причинных связей между геохимическими факторами среды и характером реакций организмов.

У растений также существуют пределы пороговых концентраций химических элементов, выше или ниже которых проявляются характерные внешние симптомы биологической реакции. Пороговые значения важнейших макро- и микроэлементов в настоящее время обнаружены у всех возделываемых культур растений, а также среди дикой флоры различных областей земного шара. Пороговые концентрации для организма растений имеют большое значение, они определяют уровень данного элемента, при котором осуществляется нормальное функционирование организма.

Важное значение имеет способность растений накапливать определенные химические элементы в тканях и органах. У одних растений существуют механизмы регуляции, препятствующие накоплению элемента в большом количестве, у других — таких механизмов нет или они мало дифференцированы и бездействуют в пределах определенных концентраций.

Нами установлено при изучении популяции тяньшанских полыней (Ковальский, Мурсалиев, 1965), что при увеличении в почве концентрации кобальта нижние пороговые границы обнаруживаются только у особей некоторых видов и в этих случаях они неясно выражены (например, у *Artemisia scoparia* W. et K.). Но у многих видов полыней наблюдается четко выраженная регуляция накопления меди и, особенно, молибдена (*A. serotina* Bge., A. tianschanica Krasch., A. santolinifolia Turez. A. vulgaris L., A. scoparia W. et K., A. absintium, A. rutifolia Steph. и других). Нижние пороговые границы в этих случаях могут быть легко установлены. У популяций тяньшанских полыней величины нижних пороговых концентраций соответствуют чаще содержанию в почве около $9 \cdot 10^{-4}$ и $4 \cdot 10^{-3}$ меди. У некоторых видов, по-видимому, пороговые концентрации выше. По концентрированию меди полынями нижние пороги обычно находятся в пределах $1{,}5 \cdot 10^{-3}$—$3{,}5 \cdot 10^{-2}$%. Для молибдена нижние пороговые границы обычно наблюдаются при его концентрации в почве от $6 \cdot 10^{-4}$ до $7 \cdot 10^{-4}$%, для A. serotina $1 \cdot 10^{-3}$%. У одного вида в пределах изученных концентраций нижняя пороговая граница не была достигнута. По концентрированию молибдена полынями нижние пороговые границы этого химического элемента наблюдаются в пределах $6{,}5 \cdot 10^{-4}$—$3{,}5 \cdot 10^{-3}$%. Основная задача дальнейших исследований в этом направлении — выяснение механизмов порогового действия металлов в связи с проблемой внутрипопуляционной изменчивости организмов и экологической структуры популяций.

Резкое понижение или, наоборот, повышение концентрации химических элементов, превышающее пороговую концентрацию, приводит к дисфункции, нарушению нормального обмена веществ, следствием чего являются различного рода изменения во внешнем облике растений,

вплоть до появления целого комплекса симптомов, обычно свидетельствующих о наступлении эндемического заболевания. Пороговые концентрации могут значительно изменяться для каждого элемента. Это связано с биологическими особенностями вида растений и условиями его произрастания. Одни культуры оказываются более, другие менее требовательными к содержанию данного элемента и соответственно более или менее чувствительными к определенному уровню его в среде. Но даже для особей одной (однородной) культуры (агропопуляции) уровни пороговых концентраций не постоянны, кроме того они могут изменяться под влиянием климатических, почвенно-геохимических и других условий. Замечено, что реакции растений могут в отдельные годы ярко проявляться,

Таблица 9

Пороговые концентрации микроэлементов по содержанию их в растениях сельскохозяйственных культур (Chapman, 1968).

Элемент	Единица измерения	Пределы нижнего порога при явлениях недостаточности	Пределы нормального содержания	Пределы верхнего порога при явлениях токсикоза (избыток)
N	%	0,09—6	0,74—7,5	1,9 — более 3,6
P	То же	0,02—0,7	0,036—0,9	1,1—1,98
K	»	0,04—4,15	0,1—9,0	1,5 — более 3,0
Ca	»	0,005—1,5	0,009—5,7	
Mg	»	0,012—0,6	0,03—2,5	1,0 — более 1,5
S	»	0,034—0,65	0,065—1,0	0,3—1,23
Na	»		0,002—3,42	0,04—10,3
Cl	»		0,02—4,6	0,29—10,32
F	*мг/кг* сухого вещества		0,04—98	1,35—9900
Cu	То же	0,7—10	1,1—41	1,04—336,3
Mo	»	0,01—1,3	0,059—132,3	
Mn	»	0,2—122	2—3110	49—11 000
Zn	»	0,4—96	3,9—229	70,8—7500
B	»	1,0—86	5—654	25—9540
Fe	»	11—115	28—250	> 250
Ni	»		0,4—40	55—188
Se	»		7—30	101—1350

а при изменении метеорологических условий в этой же местности реакции растений, например, заболевания, могут не наблюдаться. Проблема экологического изучения изменчивости пороговых концентраций имеет не только теоретическое значение, но и важна для практических целей. Обычно в литературе приводят два значения — верхний и нижний пороговые пределы, при которых проявляются внешние симптомы заболеваний растений. В табл. 9 приведены пороговые концентрации по сводке Чепмана (Chapman, 1968) для сельскохозяйственных культур по важнейшим макро- и микроэлементам. Виден большой разброс концентраций по каждому элементу, но в то же время для каждого элемента можно установить хотя бы приблизительные уровни пределов варьирования пороговых концентраций.

Растения отличаются неодинаковой потребностью в химических элементах, поэтому оптимальные и пороговые концентрации у них могут существенно различаться в зависимости от видовой (сортовой) принадлежности. Например, хлеба (сем. злаки) чувствительны к недостатку

Таблица 10

Содержание микроэлементов в растениях при эндемических заболеваниях, связанных с недостатком микроэлементов (в *мг/кг* сухого вещества)

Болезнь	Содержание микроэлементов		Болезнь	Содержание микроэлементов		Болезнь	Содержание микроэлементов	
	при заболевании	в норме		при заболевании	в норме		при заболевании	в норме
Недостаток меди			**Недостаток молибдена**			**Недостаток бора**		
Болезнь обработки (хлеба)	0,5—8,5	5,2—18	Синяя мякина (овес)	0,1—0,29	0,41—3,9	Гниль сердечка (свекла)	4,0—28	10—52
Суховершинность (плодовые розоцветные)	1,0—6,7	4,9—41	Хлыстовидный хвост (крестоцветные)	0,03—0,06	1,2—16	Побурение сердцевины (крестоцветные)	5,0—23	22—52
Экзантема (цитрусовые)	1,0—10	4,0—22	Желтая пятнистость (цитрусовые)	0,03—0,08	0,05—0,29	Пожелтение верхушки (люцерна, клевер)	6,5—10	17—28
						Опробковение и суховершинность	4,8—26	10,8—66
Недостаток марганца			**Недостаток цинка**					
Серая крапчатость (овес)	3,0—25	5,0—82	Розеточная болезнь (плодовые)	1,2—54	6,0—80	Твердость плода (цитрусовые)	4,9—25	30—140
Крапчатая желтуха (сахарная свекла)	4,0—30	46—1700	Мозаичность (цитрусовые)	3,8—17,7	7,8—100	Лептонекроз (виноград, инжир)	5,0—26	18—81
Болотная пятнистость (горох)	2,0—22	4,0—26	Бронзовость (тунговые)	3,6—26	15,7—229	Усыхание верхушки (бобовые, табак, подсолнечник)	8,0—23	12—150
Хлороз (яблоня, малина)	2,0—18	24—125	Белые ростки (побеление верхушки — кукуруза)	9,0—20	16,6—105	Бактериоз льна	15	
Размочаливание листа (сахарный тростник)	5	30						

Таблица 11

Пороговые концентрации микроэлементов у сельскохозяйственных культур, наиболее чувствительных к их недостатку или избытку (в *мг/кг* сухого вещества)

Элемент	Семейство сельскохозяйственных культур	Пороговые концентрации при явлениях недостатка	В норме	Пороговые концентрации при избытке и явлениях токсикоза
1	2	3	4	5
Cu	Злаки (хлеба)	0,5—8,5	2—18	10
	Розоцветные (плодовые деревья)	1,0—6,7	3,2—41	
	Рутовые (цитрусовые)	0,7—10	4—25	> 23
	Бобовые (фасоль, клевер, люцерна)	< 3	3—32	> 32
	Маревые (шпинат)			140—336
Mo	Злаки (овес)	0,1—0,29	0,47—3,9	
	Крестоцветные (капуста)	0,03—0,06	1,2—16	> 16
	Бобовые	0,01—0,28	0,34—2,1	
	Маревые (свекла, шпинат)	0,01—0,15	0,20—20	
	Пасленовые (томат)	0,1—0,13	0,68—1,1	> 10
B	Бобовые (горох, клевер и др.)	6,5—10	17—20,4	100—996
	Крестоцветные (капуста)	5,0—69	22—100	
	Розоцветные (плодовые деревья)	4,8—32	10—170	50—182
	Рутовые (цитрусовые)	5—25	19—140	200—1679
Mn	Злаки (овес, кукуруза, пшеница)	4—25	16—190	1000—2500
	Бобовые (горох, фасоль, люцерна, клевер)	32—68	207—1340	1000—3000
	Маревые (сахарная свекла)	4—30	7—170	1250—3020
	Крестоцветные (капуста, редис)	10	78—148	760—2035
	Розоцветные (плодовые деревья)	2—18	24—125	
	Пасленовые (картофель, табак, томат)	5—7	40—398	400—11000
Zn	Злаковые (кукуруза, сорго)	9—22	20—105	1700—7500
	Бобовые (фасоль)	15—25	76—90	
	Пасленовые (томат)	6—16	13—24	
	Рутовые (цитрусовые)	3,8—26	15—100	70—300

меди, молибдена, марганца и не требовательны к бору в такой мере, как другие культуры. В связи с этим заболевания (эндемии) у злаков обнаруживаются при относительно более высоких концентрациях Cu, Mo, Mn, которые для других видов лежат в пределах нормы. В табл. 10 приведены примеры пороговых концентраций важнейших микроэлементов при эндемических заболеваниях растений. В табл. 11 даны сведения по пороговым концентрациям для наиболее чувствительных к недостатку или избытку микроэлементов культур, объединенных в семейства (с указанием культуры) (Петрунина, 1972).

Эволюция адаптаций растительных и животных организмов к геохимическим условиям среды имеет, по-видимому, ту же биологическую основу, что и приспособительные реакции микроорганизмов. Растения и животные адаптированы в природе к определенным концентрациям химических элементов в среде, в случае же проявления экстремальных условий — действия низких и высоких концентраций химических элементов — обостряется естественный отбор, в пределах популяций сохраняются организмы, у которых чувствительность к пороговым концентрациям понижена и регуляторные процессы не нарушаются или мало изменяются в экстре-

мальных условиях. В некоторых случаях наличие таких адаптивных реакций выражено весьма определенно. Так, например, при высоких концентрациях бора существуют процветающие формы растений (нефорощь простертая, белолозник), при высоком содержании в среде урана пышный рост дают караганы, шлемпик.

В экстремальных условиях недостаточности кобальта в пределах одной популяции овец при низком содержании в их организме витамина B_{12} у большей части животных могут наблюдаться признаки гипо- и авитаминоза B_{12}. При избытке в рационе овец бора у большей части животных популяций не появляются признаки, характерные для эндемического энтерита и легочных заболеваний. Очевидно, часть животных каждой популяции может адаптироваться к недостатку или избытку определенных микроэлементов. В этих случаях способность организма регулировать процессы жизнедеятельности сохраняется в более широком интервале концентраций химических элементов во внешней среде. Причиной этого является характер генотипа (аллелотипа), определяющего фенотипические возможности реакций в экстремальных геохимических условиях. Одной из интересных и важных проблем геохимической экологии является изучение в пределах одной популяции, разнообразных проявлений адаптивных реакций организмов к естественным химическим факторам среды.

Глава 6

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ ИХ НА ОРГАНИЗМ

Опыт геохимических исследований позволяет говорить о влиянии на организмы комплекса макро- и микроэлементов среды и рациона и соотношений между ними (например, кальций-стронций, молибден-медь, никель-медь, медь-молибден-сульфат, йод-кобальт, йод-кобальт-медь-марганец, марганец-кобальт, кальций-бор-медь, медь-кальций, цинк-кальций, медь-цинк, медь-цинк-кальций и другие).

Нами была изучена зависимость синтеза ксантиноксидазы печени и почек крыс от соотношения в рационе меди и молибдена. Было показано (рис. 21, Ковальский, Воротницкая, 1969), что синтез этого фермента (его активность) усиливается при повышении в суточном рационе содержания молибдена по сравнению с медью (Cu : Mo в норме относится как 4 : 1); при относительном повышении молибдена и отношении Cu : Mo = 1,6 : 1 активность ксантиноксидазы достигает максимума. Такое индуцированное повышение синтеза ксантиноксидазы (молибден — активный центр фермента) нельзя считать адаптивным для организма, так как оно приводит к повышенному образованию мочевой кислоты, что не может быть признаком адаптации организма к условиям среды. В данном случае мы имеем дело с индуцированным адаптивным повышением активности только фермента ксантиноксидазы. При дальнейшем относительном увеличении в рационе молибдена синтез ксантиноксидазы тормозится.

Особый интерес представляет анализ второй половины кривой этой зависимости. Здесь можно сделать вывод, что при относительном увеличении в рационе меди синтез ксантиноксидазы также повышается. Мы предположили, что в данном случае образуются новые ксантиноксидазы (изоформы), в которых при недостатке молибдена меняется соотношение между молибденом и медью. Основанием для этого служат наблюдения Роусса (Roussos, 1966), показавшего, что ксантиноксидаза слизистой оболочки кишки вместо молибдена содержит медь. Проведенные исследования подтвердили наши предположения.

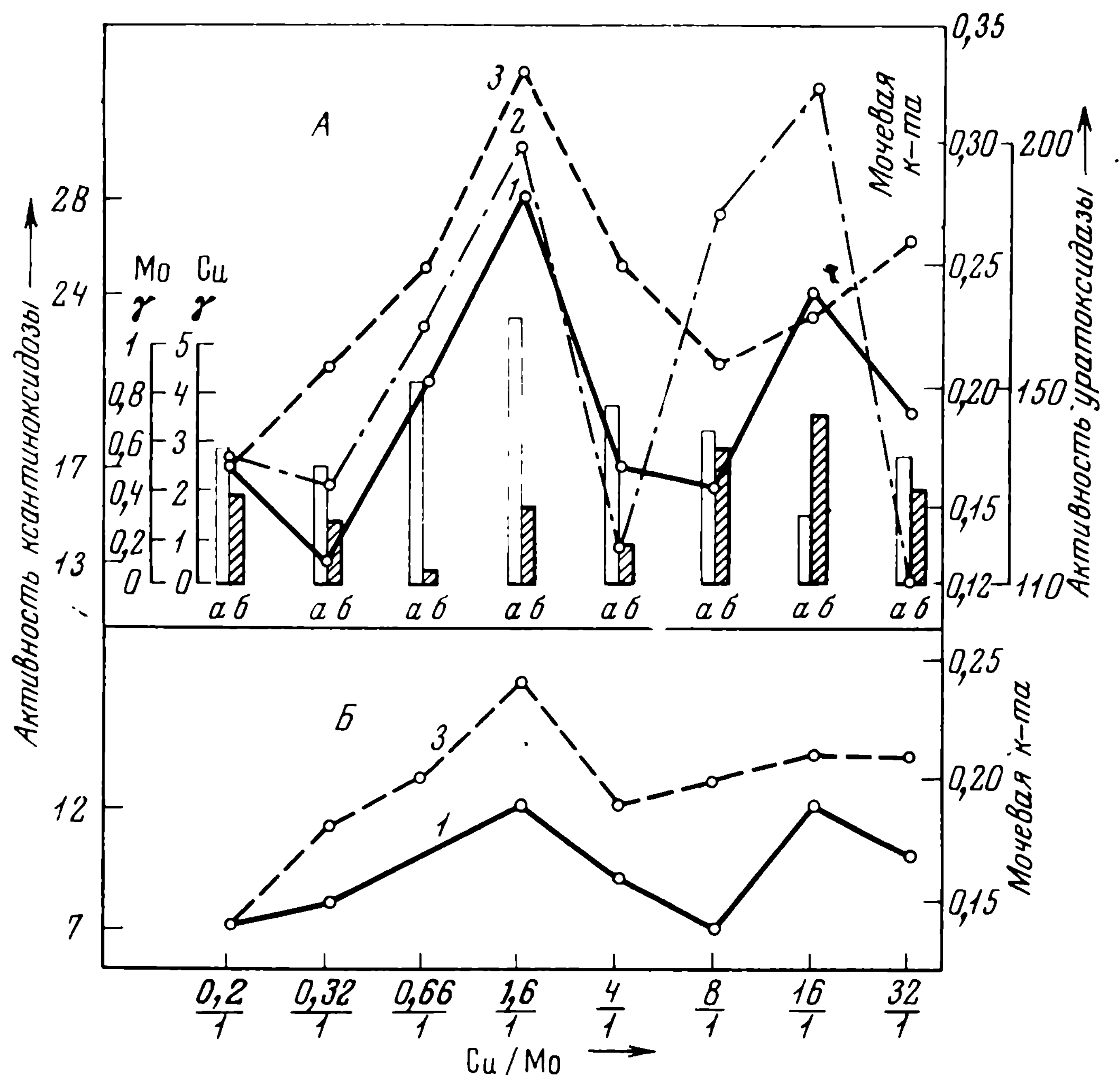


Рис. 21. Синтез ксантиноксидазы и уратоксидазы печени (*А*) и почек (*Б*) крыс в зависимости от соотношения в рационе меди и молибдена

1—2 — активность ферментов (*1* — ксантиноксидазы, *2* — уратоксидазы); *3* — мочевая кислота. Содержание в печени: *а* — молибдена, *б* — меди

Соотношения макро- и микроэлементов, влияющие на многие биологические процессы в природе, чрезвычайно разнообразны и сложны. Поэтому часто не обнаруживается прямая зависимость синтезов металлсодержащих биологически активных соединений от концентрации химических элементов в почвах, водах, кормах или пищевых продуктах. Например, синтез йодсодержащих аминокислот в щитовидной железе млекопитающих может зависеть не только от содержания йода, так как процессы поглощения йода железой и включение его в аминокислоты связаны с действием других элементов, и даже вероятно биологически активных систем, содержащих кобальт, медь или марганец.

Интерес представляют недавно описанные закономерности синтеза и накопления в щитовидной железе крыс йодгистидина, моно- и дийодтирозина, йодтиронинов+тироксина под влиянием недостаточного, нормально-

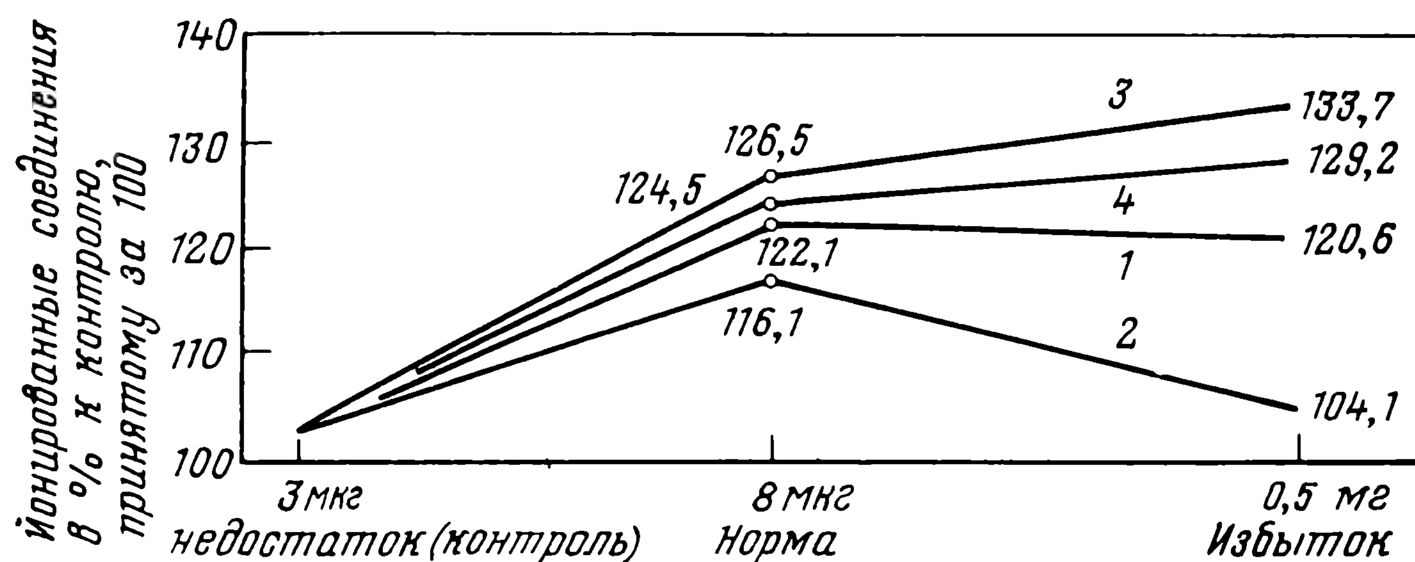


Рис. 22. Влияние различного содержания кобальта в суточном рационе (при неизменном низком содержании йода — 1,5 *мкг/кг*) на синтез йодированных соединений, экстрагированных бутанолом из щитовидных желез крыс (ось абсцисс)

1 — монойодгистидин, *2* — монойодтирозин, *3* — дийодтирозин, *4* — йодтиронины+тироксин

го и избыточного содержания в рационе кобальта при постоянном недостаточном уровне йода (рис. 22; Ковальский, Блохина, 1962). Установлено также влияние марганца и меди на обмен йода в щитовидной железе. Поэтому большой интерес представляет изучение роли соотношений в рационах между йодом, с одной стороны, и марганцем и медью, с другой. Взаимоотношения эти сложны, но их определение, несомненно, приобретет практическое значение в медицине и ветеринарии. Возникла новая большая проблема — выяснение биогеохимической обстановки в районах распространения эндемических заболеваний, в частности эндемического зоба. Установлено, что в различных биогеохимических провинциях недостаток йода коррелируется с недостатком или избытком ряда других химических элементов, влияющих на обмен йода и синтез йодсодержащих гормонов в щитовидной железе. Выяснение причинных зависимостей между зобом и биогеохимической обстановкой местности — очередная задача.

В связи с приведенными данными понятны случаи (в разных странах), когда йод не оказывает положительное действие при эндемическом увеличении щитовидной железы или при эндемическом зобе.

Так как избыток одних элементов может сопровождаться недостатком других, то в организмах наблюдается не только усиление или ослабление отдельных процессов, но и глубокое качественное их изменение.

Животные организмы получают минеральные вещества и микроэлементы в основном из растительной и животной пищи, отчасти из воды. Существование биогеохимических пищевых цепей обеспечивает, благодаря явлениям дискриминации в последовательных звеньях пищевых цепей, отбор и подготовку минеральных веществ и микроэлементов к более полному использованию их животным организмом.

Организмы, концентрируя одни химические элементы и избегая других, могут создавать таким образом свою внутреннюю среду, приспособленную к слаженному течению процессов обмена веществ, отличающуюся от внешней среды концентрацией и соотношением в ней химических элементов. Но все же недостаток или избыток их и соотношение между ними в почвах влияет на все звенья пищевых цепей и, в конечном счете, сказывается не только на организме травоядных животных, но и плотоядных, а также и человека. Недостаток или избыток химических элементов в почве приводит к недостатку или избытку их в животном организме, к изменению соотношения между элементами и характера депонирования их, ослаблению или усилению синтеза биологически активных веществ, содержащих микроэлементы, к перестройке процессов промежуточного обмена веществ, к выработке новой адаптивной их слаженности или дисфункциям, ведущим к эндемическим заболеваниям человека и животных, понижению продуктивности, воспроизводства, иммунно-биологических свойств сельскохозяйственных животных. Примерами таких дисфункций может служить эндемическая атаксия животных, вызываемая недостатком меди, при некотором избытке молибдена и сульфатов, возможно также свинца (Ковальский, 1957, 1958, 1960; Риш, 1964), и эндемическая подагра человека, возникающая при высоком содержании в почве и в пищевых растительных продуктах молибдена при относительном недостатке меди (Ковальский, Яровая, Шмавонян, 1961; Ковальский, Яровая, 1966). Подобных эндемических заболеваний известно достаточное число.

Очевидно, геохимическая экология должна исследовать не только действие на организм отдельных химических элементов, играющих в процессах обмена веществ ведущую роль, но и двойные и тройные комбинации элементов с целью определения их влияния на обмен ведущего, основного элемента.

В конечном счете необходимо охватить геохимическую среду как целое, учитывая все факторы биогеохимической обстановки — комплекс химических элементов среды, их соотношение, а не только отдельные эле-

менты. Решение этой задачи является трудным и осуществляется еще медленно. Но она должна быть решена, так как имеет большое теоретическое значение и открывает пути для управления процессами жизнедеятельности. Закономерности конкурентного действия микроэлементов на организм могут быть раскрыты путем определения при разных условиях наиболее вероятных биологических эффектов.

Глава 7
ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Биогеохимические процессы, осуществляемые микроорганизмами в биосфере, их геохимическая энергия зависят от ряда факторов: почвенно-климатических зон, сезонов года, уровня содержания и состояния химических элементов в естественной среде обитания, видов микроорганизмов и особенностей у них обмена веществ. При этом большую роль играет приспособленность организмов к геохимическим факторам среды, которая влияет на величину геохимической энергии, определяемую скоростью роста и накоплением химических элементов.

Для раскрытия закономерностей развития биосферы, ее регионов и субрегионов, для разработки способов управления почвенной микрофлорой — наиболее мощным, по В. И. Вернадскому, источником на Земле геохимической энергии, мы неизбежно сталкиваемся с необходимостью экологического изучения почвенных микроорганизмов на биогеоценозном, популяционном и молекулярно-генетическом уровнях.

Изучение микроорганизмов на различных уровнях — от биосферного до молекулярного — позволит получить количественную характеристику степени участия микроорганизмов в биогенной миграции в регионах и субрегионах биосферы, оценить их роль в преобразовании биосферы и вскрыть закономерности, регулирующие эти процессы.

Рассмотрение всех этих вопросов составляет задачу нового раздела биогеохимии и экологии — геохимической экологии (Ковальский, 1957, 1963, 1969, 1971).

Материалы и методы. В течение ряда лет В. В. Ковальским и С. В. Летуновой проводилось изучение геохимической экологии микроорганизмов, обитающих в иловых отложениях и почвах, обогащенных различными химическими элементами или содержащих их в недостаточных количествах. Для сравнения были взяты микроорганизмы, выделенные из почв и иловых отложений эталонной черноземной зоны (Курская обл.) (табл. 12).

Было исследовано свыше тысячи штаммов микроорганизмов, относящихся к различным систематическим группам: спорообразующим и неспорообразующим бактериям, актиномицетам, микобактериям, грибам.

При изучении геохимической экологии микроорганизмов требуется особый методический подход, так как исследователь часто лишен возможности наблюдать экологические реакции микроорганизмов (в отличие от наблюдения на животных и растениях) непосредственно в естественной среде обитания. Поэтому в микробиологии так актуален вопрос о методах экологических исследований (Никитин и др., 1966). В основном эти методы сводятся к попыткам создания для микроорганизмов условий, воспроизводящих природные (Виноградский, 1952, Перфильев, Габе, 1961, Аристовская, 1965). Костычев (1930) считал перспективным метод сравнительного изучения поведения отдельных видов микроорганизмов, изо-

Таблица 12

Содержание микроэлементов в изученных почвах и иловых отложениях (в % на сухое вещество)

Геохимические условия обитания микроорганизмов	Mo	V	Cu	Se	B	Co	U
Пониженное содержание Mo, V, Cu (дерново-подзолистые почвы, Звенигородский р-н Московской обл.)	$2,0\cdot11^{-4}$	$2,2\cdot10^{-3}$	$10,6\cdot10^{-3}$				
Высокое содержание Cu и Mo (бурые горно-лесные и горно-луговые почвы, Разданский р-н Арм. ССР.)	$2,1\cdot10^{-3}$	$9,7\cdot10^{-3}$	$1,2\cdot10^{-2}$				
Высокое содержание Mo, V, Cu (темные сероземные почвы, Самаркандский и Заамипский р-ны Узб. ССР)	$2,4\cdot10^{-3}$	$2,8\cdot10^{-2}$	$9,0\cdot10^{-3}$				
Низкое содержание Se (дерново-подзолистые почвы, Звенигородский р-н Московской обл.)				$1,2\cdot10^{-6}$			
Высокое содержание Se (темно-каштановые почвы, Улуг-Хемский р-н Тувинской АССР)				$4,9\cdot10^{-5}$			
Низкое содержание B (бурые пустынно-степные почвы, Северо-Западный Казахстан, точка 9)					$1,5\cdot10^{-3}$		
Высокое содержание B (бурые пустынно-степные почвы, Северо-Западный Казахстан, точка 10)					$2,5\cdot10^{-2}$		
Низкое содержание Co (иловые отложения, Ярославская обл.)						$5,0\cdot10^{-4}$	
Нормальное содержание Co (Курская обл.)						$7,7\cdot10^{-4}$	
Высокое содержание Co (иловые отложения, Дастафюрский р-н Азерб. ССР)						$3,0\cdot10^{-3}$	
Низкое содержание U (иловые отложения, подмосковные пруды)							$5,0\cdot10^{-5}$
Высокое содержание U (иловые отложения, оз. Иссык-Куль)							$1,5\cdot10^{-3}$

лированных из различных экологических условий. Этого метода придерживается Мишустин (1966).

Для изучения влияния геохимических факторов среды на микроорганизмы нами разработана методика, основывающаяся на сравнительном исследовании биологических реакций у представителей одного и того же вида, выделенных из природных субстратов с различным содержанием испытуемого микроэлемента.

Многочисленными опытами было установлено, что микроорганизмы при их культивировании в экспериментальных условиях в течение многих месяцев (а иногда и лет) сохраняют биологические реакции на избыток и недостаток микроэлементов, существовавший в естественной среде обитания.

Биологическая реакция микроорганизмов на различное содержание микроэлементов в естественной среде обитания изучалась нами на искусственных и почвенных питательных средах.

При изучении геохимической экологии микроорганизмов брались концентрации микроэлементов, добавляемые в питательные среды, с учетом их содержания в естественной среде обитания.

Случайный выбор концентраций микроэлементов, взятых для опытов различными авторами, отсутствие учета геохимических факторов среды обитания часто приводят к противоречивым результатам. Только в опытах, поставленных с учетом химического состава естественных сред обитания микроорганизмов, можно получить правильное представление о действительной потребности микроорганизмов в микроэлементах и выявить их экологические закономерности в различных геохимических условиях.

В биогеохимических исследованиях для приближения условий лабораторного культивирования микроорганизмов к естественным условиям нами применялись также различные варианты сред, приготовленных из почв, в которых микроорганизмы обитают в природе (почвенная агаризованная вытяжка, почвенный агар, почва, залитая водным агаром).

Адаптация роста микроорганизмов к условиям различной геохимической среды. На большом экспериментальном материале нами показано, что почвенная и иловая микрофлора приспособлена к росту при определенном содержании кобальта, урана, бора, селена, молибдена, ванадия и меди в естественной среде обитания.

В табл. 13 приведены данные по кобальту. Видно, что подавляющее большинство (88,2%) штаммов, изолированных из обогащенных кобальтом илов (Азербайджанская ССР), хорошо растет при самой высокой из исследованных концентраций хлористого кобальта — 240 *мг/л*. Среди штаммов, обитающих в иловых отложениях, обедненных этим элементом (Ярославская обл.), при данном содержании кобальта в питательной среде способно расти лишь 20% (в 4 раза меньше). С другой стороны, половина штаммов микроорганизмов, выделенных из илов с недостаточным содержанием кобальта, может расти лишь в узких пределах концентраций хлористого кобальта — от 2 до 65 *мг/л* (при 100 *мг/л* рост полностью подавляется). Среди микроорганизмов, изолированных из обогащенных кобальтом илов, подобные штаммы отсутствуют. Таким образом, микроорганизмы, обитающие в различных геохимических условиях, обладают неодинаковой потребностью в кобальте. Этим, очевидно, и объясняются противоречивые данные, полученные различными авторами для одного и того же вида микроорганизмов. Согласно Стейнбергу (Steinberg, 1920), азотнокислый кобальт в количествах от 0,1 до 50 *мг/л* прогрессивно уменьшал урожай Ast. niger, тогда как по данным Оно (Ono,— цит. по Joung, 1956), эта соль в концентрациях от 17 до 140 *мг/л* усиливала рост гриба. Опыты, проведенные нами с учетом содержания кобальта в естественной среде обитания, позволили выявить зависимость потребности микроорганизмов в этом элементе от его концентрации в илах.

Таблица 13

Адаптация роста иловой микрофлоры к различному содержанию кобальта в естественной среде обитания

№№ групп микроорганизмов	Характеристика ростовых групп микроорганизмов	% от общего числа штаммов, выделенных из илов с содержанием кобальта (% на сухое вещество)		
		$5{,}0 \cdot 10^{-4}$ (Ярославская обл.)	$7{,}7 \cdot 10^{-4}$ (Курская обл.)	$3{,}0 \cdot 10^{-3}$ (Азерб. ССР)
I	Рост возможен без частичного или полного подавления при всех изученных концентрациях хлористого кобальта — от 2 до 240 *мг/л*	20,0	31,6	88,2
II	Рост возможен только в пределах концентраций хлористого кобальта от 2 до 100 *мг/л*; при 240 *мг/л* он отсутствует	30,0	25,4	11,8
III	Рост возможен без частичного или полного подавления лишь в узких пределах концентраций хлористого кобальта — от 2 до 65 *мг/л*	50,0	43,0	0

В таблицах 14 и 15 приведены данные, свидетельствующие об адаптации иловой и почвенной микрофлоры к определенному содержанию урана и бора в естественной среде обитания.

На основании проведенных исследований можно сделать вывод о приспособлении иловой и почвенной микрофлоры к определенному содержанию микроэлементов в естественной среде обитания.

Таблица 14

Приспособление микроорганизмов к различному содержанию урана в иловых отложениях (% на сухое вещество)

№№ групп микроорганизмов	Предельная концентрация уксуснокислого уранила (*мг/л*), не подавляющая рост	Количество микроорганизмов, % от общего числа штаммов, выделенных из илов с содержанием урана	
		$1{,}5 \cdot 10^{-3}$ (оз. Иссык-Куль)	$5{,}0 \cdot 10^{-5}$ (подмосковный пруд)
I	20	79,5	21,2
II	15	5,3	10,3
III	5	4,7	8,3
IV	2	6,0	27,2
V	0,5	4,5	33,0

По нашим данным, представители вида, обитающие в среде с избытком кобальта, молибдена, ванадия, меди, селена, бора, урана, более приспособлены к росту при более высоких концентрациях этих элементов по сравнению с представителями того же вида, населяющими почвы и иловые отложения с недостаточным содержанием изученных микроэлементов (Ковальский, Летунова, 1964; 1966; Летунова и др., 1968; 1970; Летунова, 1970).

На рис. 23 представлены данные по росту бактерий Bac. megaterium при различных концентрациях селена (Летунова, Ковальский и др., 1968). Как видно, штаммы бактерий, выделенные из подмосковной почвы, бедной селеном ($1{,}2 \cdot 10^{-6}$%), имеют оптимальный рост при 0,5 *мкг* селена на 100 *мл* среды, тогда как представители того же вида, изолированные из тувинской почвы, богатой селеном ($4{,}9 \cdot 10^{-5}$%), максимально росли

Таблица 15

Адаптация микроорганизмов к различному содержанию бора в почвах (% на сухое вещество [1])

Предельная концентрация буры, при которой возможен рост (г/л)	Количество актиномицетов, в % от общего числа штаммов, выделенных из почв с содержанием бора		Количество бактерий, в % от общего числа штаммов, выделенных из почв с содержанием бора		Количество грибов, в % от общего числа штаммов, выделенных из почв с содержанием бора	
	$1{,}5 \cdot 10^{-3}$	$2{,}5 \cdot 10^{-2}$	$1{,}5 \cdot 10^{-3}$	$2{,}5 \cdot 10^{-2}$	$1{,}5 \cdot 10^{-3}$	$2{,}5 \cdot 10^{-2}$
0,8	13,4	0	42,8	0	42,8	0
2	34,2	0	14,4	4,3	0	0
3	52,4	4,2	10,0	7,3	14,3	12,5
4	0	8,4	10,4	8,0	14,3	12,5
5	нет данных	нет данных	7,8	7,0	14,3	12,5
6	нет данных	нет данных	7,4	12,6	14,3	12,5
7	0	9,3	7,2	60,8	0	50,0
9	0	15,7	0	0	0	0
12	0	62,4	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0

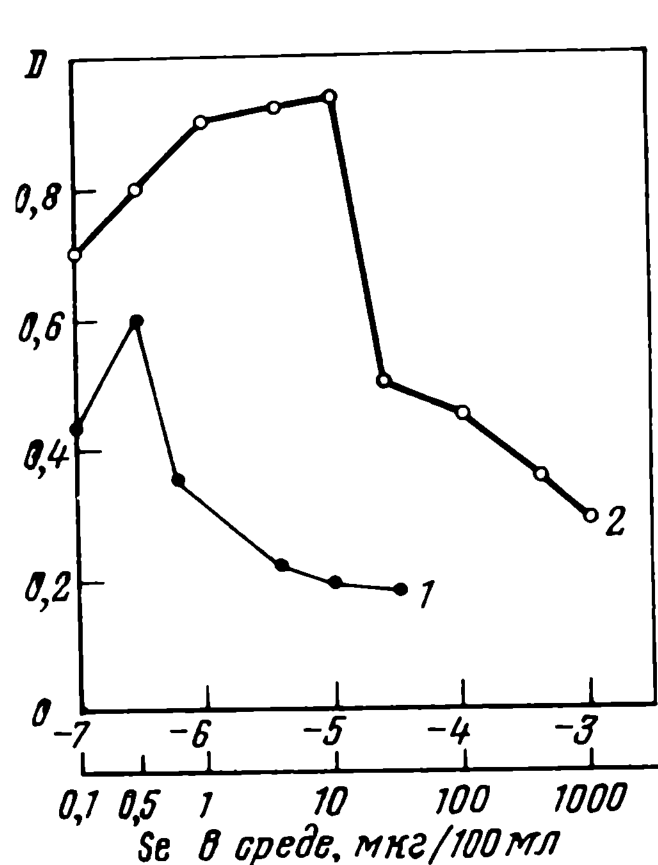
[1] Из почв, содержащих $1{,}5 \cdot 10^{-3}$% и $2{,}5 \cdot 10^{-2}$% бора, выделено соответственно 30 и 27 штаммов бактерий, 17 и 24 штамма актиномицетов, 7 и 8 штаммов грибов.

при концентрациях от 1 до 10 *мкг*/100 *мл*. Та же закономерность подтверждена для Bac. mesentericus, Bac. cereus, Bac. idosus и бесспоровых бактерий.

На рис. 24—26 показана адаптация Azotobacter chroococcum к различному содержанию молибдена, ванадия и меди в естественной среде его обитания — почве. На рис. 27 приводятся сравнительные данные по влиянию урана на рост иссык-кульских и подмосковных штаммов Bac. megaterium и Bac. mesentericus. У иссык-кульских штаммов с увеличением содержания урана в среде рост повышается, тогда как у подмосковных штаммов этих же видов он либо снижается (рис. 27), либо повышается до небольшой концентрации ($2{,}8 \cdot 10^{-6}$%), а затем уменьшается.

Таким образом, на большом экспериментальном материале показано, что в почвах и иловых отложениях с различным содержанием кобальта, селена, бора, молибдена, ванадия, меди, урана могут обитать экологические типы одного и того же вида, приспособленные к определенному уровню содержания этих элементов в среде и образующие микробное живое вещество (биомасса) с различными свойствами. Экотипы представляют собой форму микроорганизмов, характеризующуюся определенными экологическими реакциями на условия естественной среды обитания, в частности, на уровень содержания химических элементов в ней. Такие реакции наследственно не закрепляются, они являются фенотипическими реакциями, но программированными и разрешенными генотипом. Нами было показано, что при изменении условий приспособительные реакции у этих организмов могут изменяться. У некоторых штаммов микроорганизмов адаптивные реакции на геохимические факторы среды наследственно закрепляются (мутации, отбор). В подобных случаях экологические реакции можно считать признаком расы (Мишустин, 1947).

На современном уровне исследования живого вещества для раскрытия закономерностей жизнедеятельности организмов в биосфере оказывается недостаточным изучение суммарного родового и видового живого вещества, как это делал В. И. Вернадский (1941) и его последователи. Возникает необходимость физиологической дифференциации видового живого вещества, существующего в одних и тех же геохимических условиях, по



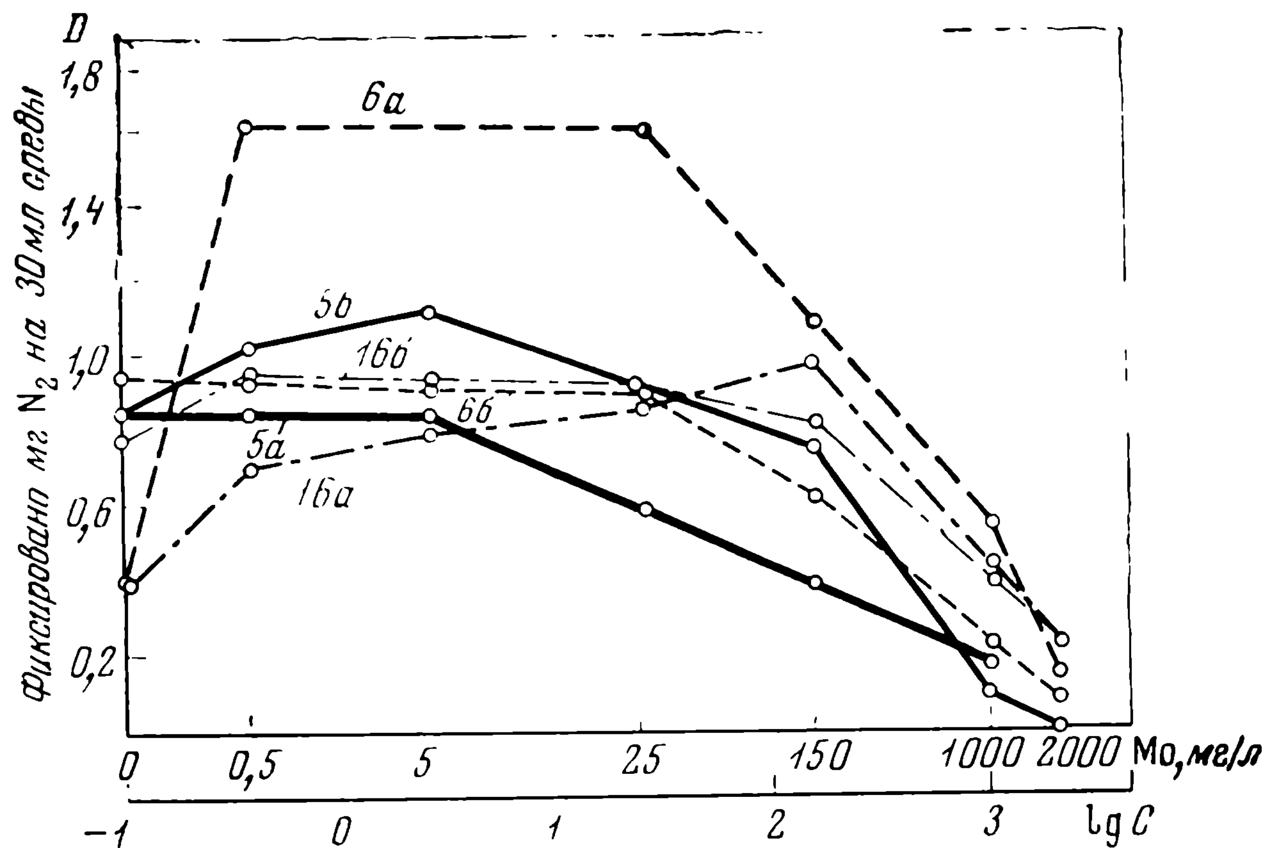
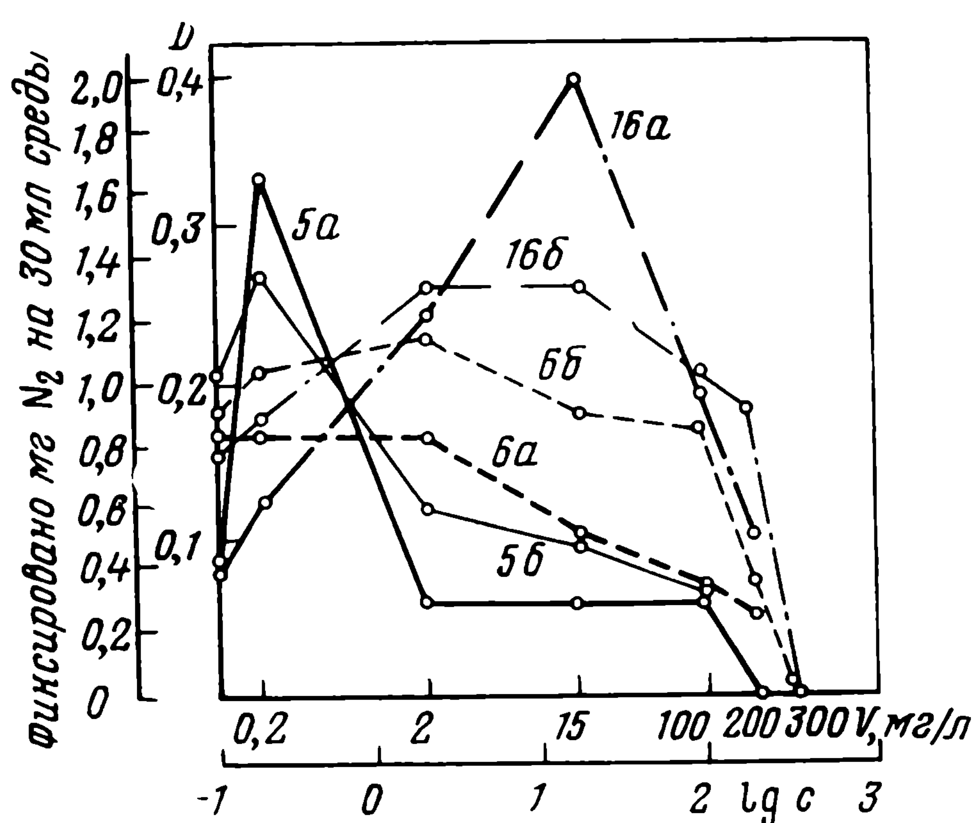


Рис. 23. Влияние различных концентраций селена на рост Вас. megaterium

1 — подмосковный штамм 29; *2* — тувинский штамм 8

Рис. 24. Влияние молибдена на рост и азотфиксацию штаммов Azotobacter chroococcum

5 — подмосковный штамм (*5а* — азотфиксация, *5б* — рост); *6* — армянский штамм (*6а* — азотфиксация, *6б* — рост); *16* — узбекский штамм (*16а* — азотфиксация, *16б* — рост)



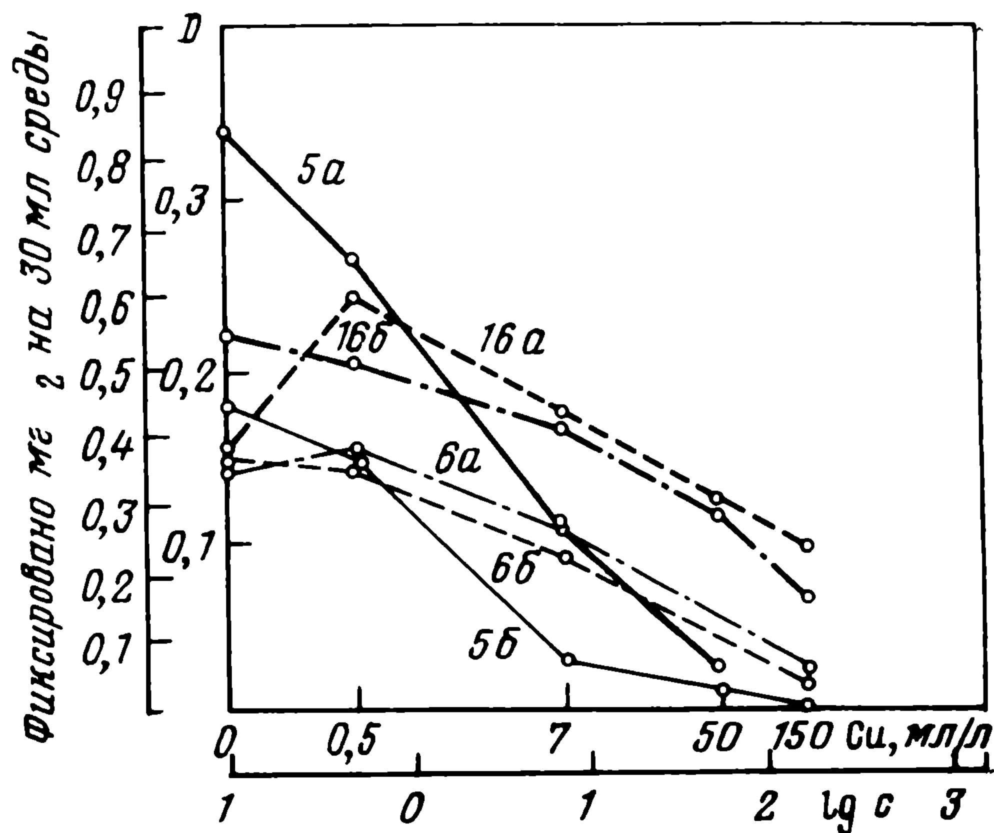


Рис. 25. Влияние ванадия на рост и азотфиксацию Azotobacter chroococcum

5 — подмосковный штамм (*5а* — азотфиксация, *5б* — рост); *6* — армянский штамм (*6а* — азотфиксация, *6б* — рост); *16* — узбекский штамм (*16а* — азотфиксация, *16б* — рост)

Рис. 26. Влияние меди на рост и азотфиксацию штаммов Azotobacter chroococcum

5 — подмосковный штамм (*5а* — азотфиксация, *5б* — рост); *6* — армянский штамм (*6а* — азотфиксация, *6б* — рост); *16* — узбекский штамм (*16а* — азотфиксация, *16б* — рост)

формам адаптаций (по росту, накоплению микроэлементов, по устойчивости к экстремальным факторам).

В связи с этим представило бы интерес изучение популяции как формы существования вида в определенной среде обитания. Мы в своих исследованиях для характеристики микробной популяции, обитающей при определенном содержании химических элементов в естественной среде обитания, использовали штаммы одного и того же вида, выделенные из илового или почвенного монолита весом 0,5—1 *г*. У этих культур изучались адаптивные реакции на геохимические факторы среды (табл. 16). Из этой таблицы видно, что штаммы Вас. mesentericus, выделенные из монолита иловых отложений из оз. Иссык-Куль, характеризуются неоди-

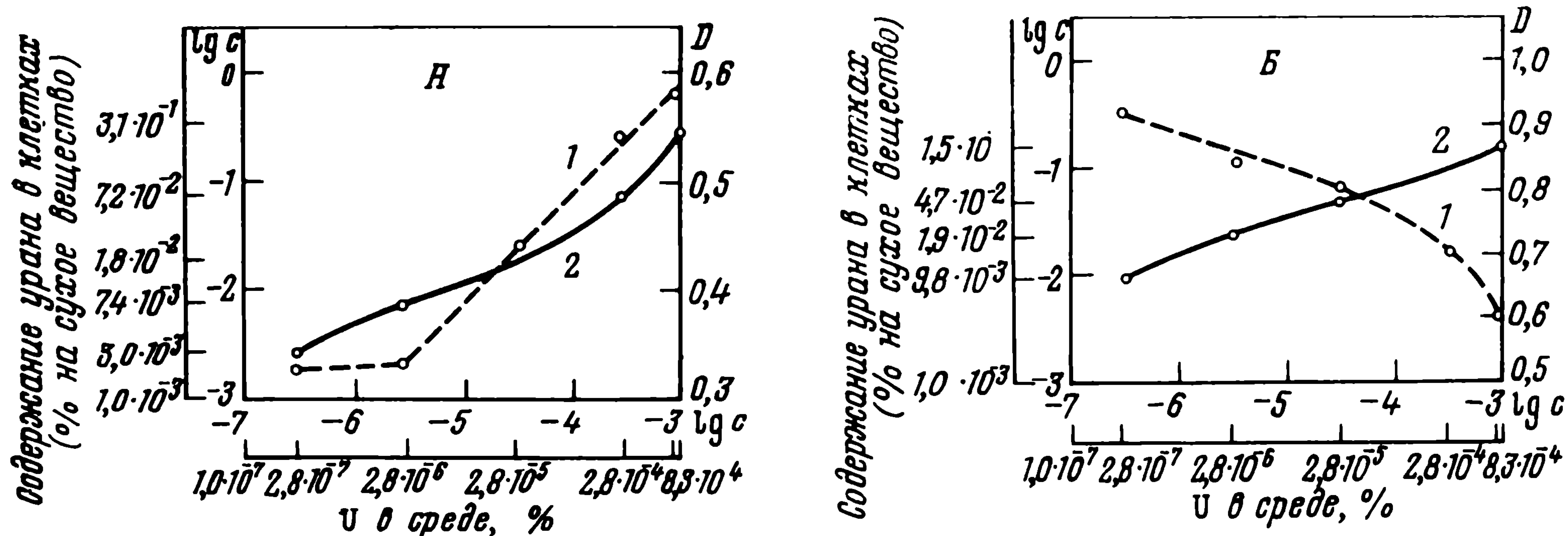


Рис. 27. Рост (*1*) и накопление урана (*2*) клетками Bac. megaterium, выращенными при различных концентрациях урана

А — иссыккульский штамм 704; *Б* — подмосковный штамм 782

наковой чувствительностью к урану. Основная масса культур (80%) хорошо растет при предельной концентрации уксуснокислого уранила (20 *мг/л*). Однако в этом же иле обитают штаммы, растущие при предельных концентрациях 15 *мг/л* (8%), 5 *мг/л* (7%) и даже 0,5 *мг/л* (5%). Подобная закономерность установлена для популяции Bac. mesentericus, обитающей в илах с низким содержанием урана и для популяций Bac. megaterium, населяющих илы с различным содержанием этого элемента. Та же закономерность отмечена и для бора. Так, 75% штаммов Bac. megaterium, обитающих в почвах с высоким содержанием бора,

Таблица 16

Физиологическая гетерогенность популяций, обитающих в почвах и илах с различным содержанием микроэлементов — бора и урана

Предельная концентрация соединений, при которых возможен рост микроорганизмов	Bac. mesentericus		Bac. megaterium		Bac. sp.	
	1*	2*	1*	2*	1*	2*
Бор						
Бура, *г/л*						
0,8	41,8	0	16,6	0	40,0	0
2	25,0	0	0	0	10,0	16,6
3	8,3	0	50,2	0	0	16,6
4	8,3	22,2	16,6	12,5	0	16,6
5	8,3	11,1	16,6	0	0	0
6	0	0	0	12,5	20,0	16,6
7	8,3	66,7	0	75,0	30,0	33,6
Уран						
Уксуснокислый уран, *мг/л*						
20	80,0	20,0	71,5	17,0	80,0	21,6
15	8,0	0	10,5	14,5	6,2	12,2
5	7,0	0	8,0	10,5	3,8	9,2
2	0	60,0	0	22,0	0	25,4
0,5	5,0	20,0	10,0	36,0	10,0	31,6

* В графах 1 и 2 показано содержание микроэлементов (в % на сухое вещество): для бора — *1* — $1{,}5 \cdot 10^{-3}$; *2* — $2{,}5 \cdot 10^{-2}$; для урана — *1* — $5{,}0 \cdot 10^{-5}$; *2* — $1{,}5 \cdot 10^{-3}$.

хорошо растет при 7 *г* буры на 1 *л*, тогда как 12,5% штаммов, изолированных из этой же почвы, может расти лишь при 4 *г/л*. Аналогичные данные получены и для кобальта (Ковальский, Летунова, 1964).

Проведенные исследования показывают, что в одних и тех же геохимических условиях микробная популяция неоднородна. По-видимому, в случае наследственного закрепления адаптивных экологических реакций гетерогенность популяции может создавать благоприятную обстановку для естественного отбора, который в экстремальных условиях значительно обостряется. В таких условиях преимущество получают особи, обладающие более совершенными биохимическими и физиологическими механизмами приспособления к геохимическим факторам среды. Таким образом, геохимическая среда жизни создает условия для эволюции организмов. В свете этих фактов геохимическую экологию можно рассматривать как новое перспективное направление в эволюционной биохимии.

Нами показано, что под влиянием различных концентраций микроэлементов изменяется не только степень роста микроорганизмов, но и их морфолого-культуральные признаки. Так, при высоком содержании бора в среде у Bac. megaterium уменьшались размеры колоний. Спорообразование не подавлялось. У многих штаммов актиномицетов наблюдалось угнетение образования воздушного мицелия при определенных концентрациях бора в среде. У штаммов актиномицетов, выделенных из почвы с содержанием $1,5 \cdot 10^{-3}$% бора, подавление воздушного мицелия происходило при более низких концентрациях буры по сравнению со штаммами, изолированными из почвы, содержащей $2,5 \cdot 10^{-2}$% бора и приспособленными к этой концентрации.

Микроскопирование актиномицетов показало, что подавляющее большинство изученных штаммов (около 90%) имеет спиральные спороносцы. При достижении определенных концентраций бора в среде у многих штаммов актиномицетов спиральные спороносцы исчезают. У Actinomyces sp. 1147 при содержании буры в среде 0; 0,4; 0,8 *г/л* образуются спиральные спороносцы (спирали длинные, растянутые). При величине 3 *г/л* число завитков значительно уменьшается, они слабо закручены, а при 6 и 8 *г/л* завитки исчезают совсем.

Представляет интерес тот факт, что у актиномицетов, выделенных из почвы, содержащей $1,5 \cdot 10^{-3}$% бора, спиральные спороносцы исчезают при содержании буры 0,4—0,8 *г/л*, тогда как у штаммов, изолированных из почвы, обогащенной бором ($2,5 \cdot 10^{-2}$%) — при 3—7 *г/л*. Приведенные данные свидетельствуют о том, что изменение морфолого-культуральных признаков под влиянием бора зависит от степени адаптации микроорганизмов к определенному его содержанию в почве. При высоких концентрациях бора с исчезновением спиральных спороносцев исчезают и споры. По-видимому, высокие концентрации бора подавляют спорообразование актиномицетов, т. е. их плодоношение.

Исследования, проведенные на разных видах микроорганизмов, выделенных из почв и илов различных биогеохимических провинций, с использованием метода моделирования природных условий в лабораторной обстановке, показали адаптацию микроорганизмов к химическому составу естественной среды обитания.

Искусственное изменение адаптации микроорганизмов к естественному содержанию микроэлементов в почвах и иловых отложениях. Нами была сделана попытка в эксперименте изменить приспособление микроорганизмов к природному содержанию микроэлементов (Co, Se и B) в почвах и иловых отложениях.

Из литературных данных известно, что в искусственных условиях можно приучить микроорганизмы к высокому содержанию различных химических элементов — мышьяка, меди, кобальта, селена и т. д. (Имшенецкий, 1956; Neyland et al., 1952; Shrift a. Kelly, 1962). Однако в указанных работах не принималась во внимание адаптация микроор-

ганизмов к содержанию химических элементов в естественной среде обитания.

Исследования микроорганизмов экологическими методами дают возможность в эксперименте воспроизводить биологические реакции организмов на различные геохимические условия и получать ответы на неясные вопросы, возникающие при изучении организмов в природной обстановке.

Опыты по приучению микроорганизмов к повышенным концентрациям кобальта проводились не на искусственных питательных средах, а в естественной обстановке. С этой целью в мае 1957 г. в пруд, расположенный в нечерноземной зоне, бедной кобальтом (дер. Сорокино Петровского р-на Ярославской обл.), был добавлен хлористый кобальт, в результате чего содержание данного элемента в иловых отложениях повысилось в 6 раз: с $7{,}0 \cdot 10^{-4}$ до $4{,}3 \cdot 10^{-3}$% на сухой ил (соответственно с 20 до 120 *мг/кг* сухого ила).

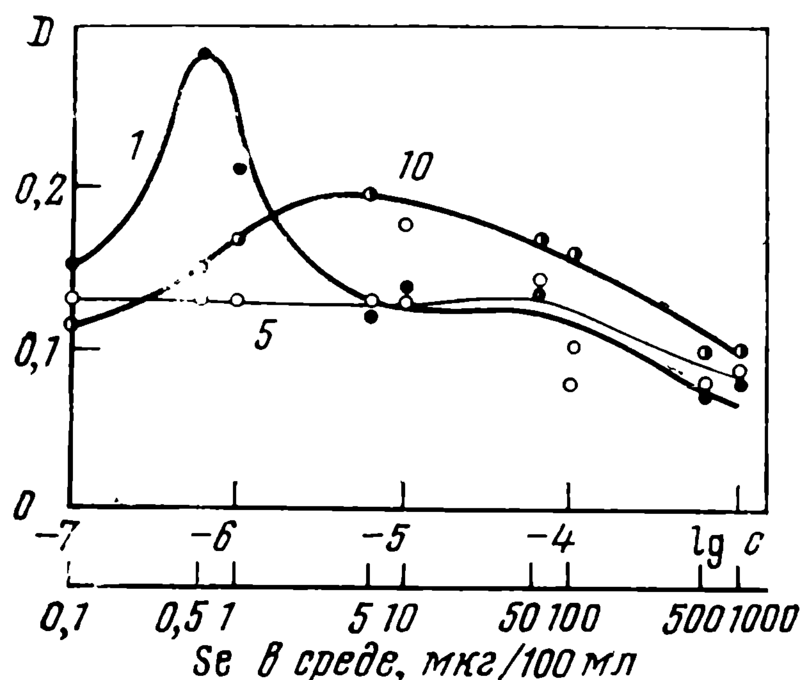
По нашим данным (Ковальский, Крымова и др., 1967), кобальт, добавленный в водоем, сохранялся в иле в течение 5 лет, образуя депо, из которого этот элемент постепенно вовлекался в биогенную миграцию различными звеньями пищевой цепи пруда.

До добавления кобальта в водоем и через 3 месяца после его внесения из свежих образцов иловых отложений были выделены микроорганизмы (соответственно 96 и 100 штаммов). Далее в лабораторных условиях изучали их рост и образование витамина B_{12} при различных концентрациях хлористого кобальта, взятого с учетом начального и конечного содержания кобальта в иловых отложениях.

Таблица 17

Адаптация микроорганизмов (по образованию витамина B_{12}) к повышенным концентрациям кобальта

№№ групп микроорганизмов	Характеристика групп микроорганизмов, разделенных по их отношению к различным концентрациям кобальта	Процент от общего числа исследованных штаммов, выделенных из ила	
		до добавления кобальта в водоем	через 3 месяца после добавления кобальта в водоем
I	Микроорганизмы данной группы образуют витамин B_{12} в равных количествах при всех исследованных концентрациях хлористого кобальта — от 21 до 120 *мг/л*	6	42
II	Представители данной группы синтезируют одинаковые количества витамина B_{12} в пределах от 21 до 60 *мг/л*; при 120 *мг/л* эта способность значительно уменьшена	12	36
III	Штаммы, относящиеся к этой группе, отличаются от таковых II группы полным отсутствием образования витамина B_{12} при 120 *мг/л*	18	12
IV	Представители данной группы продуцируют витамин B_{12} в равных количествах лишь в узких пределах концентраций хлористого кобальта — от 21 до 30 *мг/л*. При 60 *мг/л* его образуется меньше	40	5
V	Микроорганизмы этой группы характеризуются полным отсутствием образования витамина B_{12} при 60 *мг/л*	20	3
VI	Максимум образования витамина B_{12} у представителей данной группы наблюдается при 30 *мг/л*	2	1
VII	Представители данной группы образуют максимальные количества витамина B_{12} при 60 *мг/л*	2	1



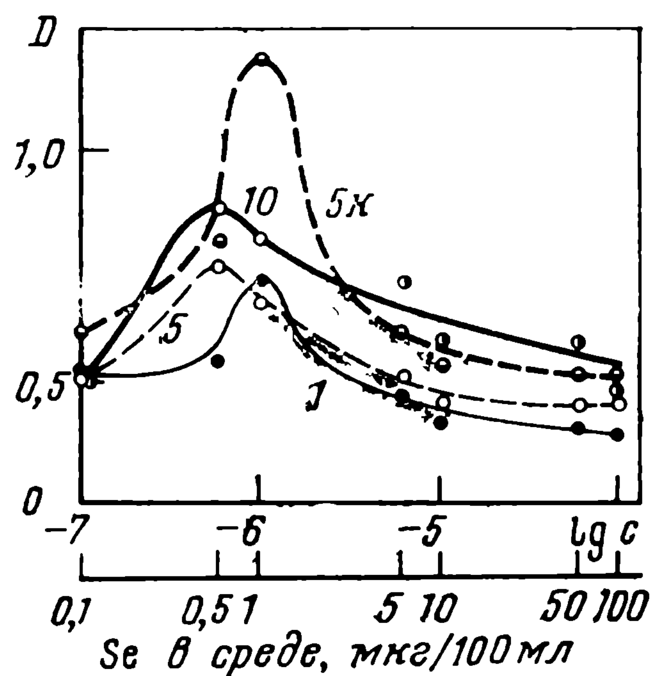


Рис. 28. Адаптация подмосковного штамма Bac. megaterium 101 к повышенным концентрациям селена (5 *мкг*/100 *мл*)

Цифры на графиках обозначают: *1* — свежевыделенный штамм; *5* — пять пересевов на среде с 5 *мкг*/100 *мл*; *10* — десять пересевов на среде с 5 *мкг*/100 *мл*

Рис. 29. Адаптация тувинского штамма Bac. megaterium 20 к пониженным концентрациям селена (0,1 *мкг*/100 *мл*)

1 — свежевыделенный штамм; *5* — пять пересевов на среде с 0,1 *мкг*/100 *мл* селена; *5к* — контроль к пятому пересеву; *10* — десять пересевов на среде с 0,1 *мкг*/100 *мл* селена

Опыты показали, что при содержании в среде хлористого кобальта 120 *мг/л* рост не подавлялся у 40% культур, выделенных до внесения кобальта в водоем, и у 100% штаммов, изолированных через 3 месяца после добавления этого элемента. Аналогичные изменения произошли в способности микроорганизмов синтезировать витамин B_{12} при различных концентрациях кобальта (табл. 17).

Полученные данные свидетельствуют о том, что с увеличением содержания кобальта в иле наблюдается адаптация значительной части населяющих его микроорганизмов к повышенным концентрациям этого элемента.

Опыты по изменению естественной адаптации Bac. megaterium к природному содержанию селена в почве проводились нами в лабораторных условиях.

С этой целью подмосковные штаммы 29 и 101, выделенные из почвы, обедненной селеном и имеющие максимальный рост при 0,5 *мкг*/100 *мл*, пассировали на среде Чапека с добавкой 5 *мкг* селена на 100 *мл* среды. Тувинские штаммы 8,9 и 20, выделенные из почв, обогащенных селеном и имеющие оптимум роста при концентрациях 1—10 *мкг*/100 *мл*, пассировали без добавления данного элемента в среде (0,1 *мкг*/100 *мл* за счет примеси в реактивах). Пересевы проводили каждые три дня. Через 5, 10, 15, 20 и 25 пересевов проверяли способность микроорганизмов расти при различных концентрациях селена в среде.

Оказалось, что пассирование подмосковных штаммов на среде с 5 *мкг*/100 *мл* вызывает адаптацию культур к этой концентрации.

На рис. 28 представлены данные по росту подмосковного штамма 101 (исходного и пассируемого) при различных концентрациях селена в среде. На рисунке видно, что уже через 5 пассажей этот штамм адаптировался к повышенному содержанию селена в среде. Аналогичным образом приспособился к низкому содержанию селена в среде тувинский штамм Bac. megaterium 20, выделенный из почвы, обогащенной этим элементом.

На рис. 29 видно, что оптимальной концентрацией селена для роста свежевыделенного штамма 20 является 1 *мкг*/100 *мл*. Уже после пяти пассажей на среде Чапека без добавки селена максимум роста сдвигался к концентрации 0,5 *мкг*/100 *мл*, тогда как у контрольного штамма (5 к) он сохранялся при 1 *мкг*/100 *мл*. Таким образом, тувинский штамм 20

уже после 5 пересевов приспособился к низкому содержанию селена в среде. Проведенные исследования показали, что в лабораторных условиях можно изменить естественную адаптацию Bac. megaterium к природному содержанию селена в почве. По-видимому, в данном случае мы имели дело с экологическими типами, которые при изменении условий среды изменили и свои фенотипические реакции. Исключение составил тувинский штамм 8 (рис. 30). Двадцатипятикратное пассирование этого штамма на среде без добавления селена не вызвало сдвига оптимума его роста к низким концентрациям данного элемента, тогда как другие тувинские

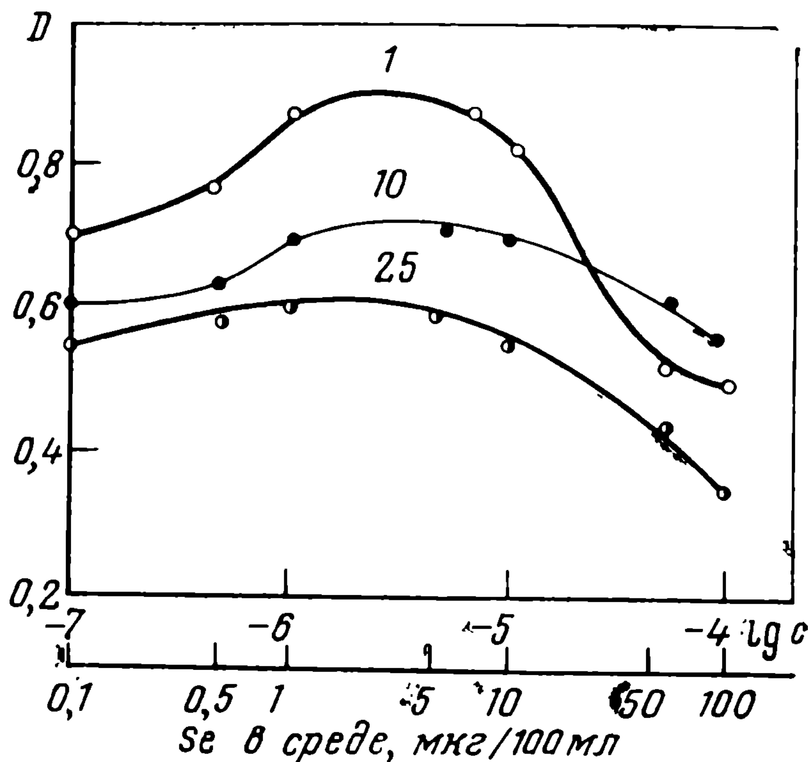


Рис. 30. Отсутствие адаптации тувинского штамма 8 Bac. megaterium к пониженным концентрациям селена (0,1 *мкг*/ /100 *мл*)

1 — свежевыделенный штамм; *10* — десять пересевов на среде с 0,1 *мкг*/100 *мл* селена; *25* — двадцать пять пересевов на среде с 0,1 *мкг*/100 *мл* селена

штаммы (9 и 20) изменили свое отношение к селену уже через 5—15 пересевов. Предельной концентрацией для роста тувинского штамма 8 является величина 500 *мг/л*. Многократные пересевы в лаборатории в течение 5 лет не изменили его приспособления к высоким концентрациям селена. Эти данные позволяют считать,что штамм 8 является организмом, устойчивым к понижению содержания селена в среде.

У Act. indigocolor 1100 и 1029, изолированных из почв с различным содержанием бора, мы наблюдали подобное сохранение естественных адаптивных реакций к высоким концентрациям бора в течение длительного срока лабораторного культивирования (табл. 18).

Таблица 18

Длительное сохранение адаптации к определенному содержанию бора в естественной среде обитания

Содержание бора (% на сухое вещество) в почвах, из которых выделены актиномицеты	№№ штаммов	Предельная концентрация бора в среде (%), при которой возможен рост				
		сразу после выделения из почвы	через 1 год после выделения из почвы	через 2 года после выделения из почвы	через 3 года после выделения из почвы	через 4 года после выделения из почвы
$1{,}5\cdot10^{-3}$	1029	$2{,}2\cdot10^{-2}$	$2{,}2\cdot10^{-2}$	$2{,}2\cdot10^{-2}$	$2{,}2\cdot10^{-2}$	$2{,}2\cdot10^{-2}$
$2{,}5\cdot10^{-2}$	1100	$1{,}3\cdot10^{-1}$	$1{,}3\cdot10^{-1}$	$1{,}3\cdot10^{-1}$	$1{,}3\cdot10^{-1}$	$1{,}3\cdot10^{-1}$

Полученные данные дают возможность предполагать наследственный характер признака способности к росту при определенном содержании элемента в среде у Bac. megaterium 8, Act. indigocolor 1100 и Act. indigocolor 1029.

Адаптация различных биохимических функций микроорганизмов к геохимическим факторам среды. Микроэлементы, поглощенные микроорганизмами из естественной среды обитания, могут входить в состав ферментов, витаминов и других жизненно необходимых биологически актив-

ных соединений, участвовать в их синтезе, влиять на скорость и характер различных биохимических процессов, определяющих биохимическую функцию организмов или их суммы — живого вещества в биосфере.

Так, кобальт включается микроорганизмами в витамин B_{12} (Darken, 1953). Железо, магний, марганец, молибден, медь входят в состав многих ферментов (Ковальский и Летунова, 1964), а молибден, ванадий и бор необходимы для процессов азотфиксации и нитрификации (Mulder, 1948; Заварзин, 1957; Крылова, 1962; Жизневская, 1972; Ягодин, 1968; Пейве, 1971).

Цинк влияет на продуцирование белка, аминокислот, ДНК, РНК, антибиотиков, некоторых пигментов, триптофана, лимонной кислоты (Starkey, 1955; Bertrand a. Wolf, 1961; Winder a. Deneny, 1959; Wegner a. Romano, 1963; Цуй Чжен и др., 1964; Аугустайтене, 1966), железо — на образование нуклеиновых кислот, рибофлавина, флюоресцина, лимонной кислоты, порфиринов (Tother a. Moseley, 1953; Шавловский, Чистякова, 1956; Winder a. Deneny, 1959; Enari a. Kayppinen, 1961; Шапошников, Финогенова, 1964), марганец — на синтез пенициллина, аконитазы (Наместникова, 1960; Bertrand a. Wolf, 1962), кобальт — на образование рибофлавина, аскорбиновой кислоты, порфирина, нитратредуктазы, зимозана (Petterson, 1960; Enari, 1955; Ramakrishnan, 1956), медь — на синтез белка, зимозана (Бас-Шадхан, 1963; Naik, Das, 1964).

Многие биохимические функции организмов специфически зависят от металлов, различные концентрации которых в естественной среде обитания составляют геохимическую характеристику этой среды.

Нами были изучены некоторые процессы обмена веществ, специфически зависящих от геохимических факторов среды.

Рассмотрим вначале полученные нами данные по молибдену, меди и ванадию. Начиная с 1930 г. (Bortels, 1930) накопился большой экспериментальный материал, свидетельствующий о стимулирующем влиянии молибдена на биологическое связывание азота различными систематическими группами микроорганизмов (Градова-Крылова, 1967; Мелкумова, Газаичян, 1964; Бершова, 1965; Ильина, 1966; Donarey a. Roy, 1967). Однако литературные данные о количественных потребностях азотфиксаторов в молибдене противоречивы. Например, Becking (1962) показал, что у Az. chroococcum азотфиксация увеличивается при добавлении в среду молибдена 0,05 *мг/л*. По данным Матуашвили (1947), оптимальной дозой молибдена для биологического связывания азота Az. chroococcum является 40 *мг/л* (в 800 раз больше). Для различных штаммов Az. agile дозы молибдена, усиливающие азотфиксацию, отличаются в 48 000 раз (соответственно 0,002 и 96 *мг/л*), для Az vinelandii — в 5000 раз (Федоров, 1952; Becking, 1962; Крылова, 1962). По данным различных исследователей (Keller et al., 1956; Мишустин, Крылова, 1965; Упитис, Пакалне, 1970), потребность азотфиксаторов в молибдене зависит от ряда причин: возраста культуры, степени очистки сред от примесей молибдена, соотношения элементов в питательных средах.

Нами показано, что потребность азотфиксаторов Az. chroococcum в молибдене определяется содержанием этого элемента в естественной среде обитания. На рис. 24—26 представлен рост штаммов 5 (московский), 6 (армянский) и 16 (узбекский), а также фиксация ими азота при различных концентрациях молибдена в среде.

В узбекской почве, из которой выделен штамм 16, содержится в 4 раза больше молибдена, чем в армянской почве (штамм 6), и в 43 раза больше этого элемента, чем в подмосковной почве (штамм 5). В пересчете на $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$ в подмосковной почве содержится 5,4 *мг/кг*, в армянской почве — 47 *мг/кг* и в узбекской почве — 215 *мг/кг*. Данные, представленные на рис. 24, показывают, что у подмосковного штамма Az. chroococcum (5) оптимум роста и азотфиксации сдвинут в сторону низких концентраций молибденовокислого натрия (до 5 *мг/л*).

У армянского штамма 6, изолированного из почвы с высоким содержанием молибдена, наблюдается расширение оптимума роста и азотфиксации (до 25 *мг/л*) по сравнению с подмосковным штаммом. У узбекского штамма 16, обитающего в условиях высокого естественного содержания молибдена в почве, наилучший рост обнаружен при содержании в среде 25 *мг/л*, $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$ максимум азотфиксации — при 150 *мг/л*.

Приведенные данные показывают, что узбекский и армянский штаммы, выделенные из почв, обогащенных молибденом, способны расти и фиксировать атмосферный азот при более высоких концентрациях молибдена в среде по сравнению с подмосковным штаммом, изолированным из почвы с повышенным содержанием молибдена. Эти данные свидетельствуют об адаптации азотфиксирующих микроорганизмов к определенному содержанию молибдена в естественной среде обитания.

Помимо молибдена, положительное влияние на азотфиксацию оказывает также ванадий (Bortels, 1936; Bertrand, 1966). Установлено, что ванадий действует на азотфиксацию в меньшей степени, чем молибден (Burk a. Horner, 1935; Крылова, 1964). Литературные данные о влиянии меди на процесс фиксации молекулярного азота у микроорганизмов противоречивы. Однако, по мнению многих исследователей (Hallsworth et al., 1960; Becking, 1961) медь усиливает азотфиксацию.

На рис. 25 и 26 представлен рост штаммов 5 (подмосковный), 6 (армянский) и 16 (узбекский), а также фиксация ими азота при различных концентрациях ванадия и меди. Эти данные свидетельствуют об адаптации азотфиксаторов к определенному содержанию ванадия и меди в почве. При низких концентрациях меди (рис. 26) в среде у узбекского штамма 16 наблюдается независимость процессов роста и азотфиксации: без добавок меди и при очень низком ее содержании в среде обнаружены хороший рост, но слабая по сравнению с оптимумом азотфиксация. Следовательно, когда к питательной среде не добавляется молибден и содержатся низкие дозы меди, то азотфиксация подавляется. Очевидно, медь необходима для процессов фиксации азота. Можно предположить, что в среде без добавления молибдена медь может замещать этот элемент в ферменте азотфиксации.

Наблюдаемые нами закономерности изменения активности азотфиксирующих систем при добавлении в среду отдельных химических элементов позволяют высказать предположение, что в ферменте азотфиксации молибден и медь могут замещать друг друга.

Помимо исследований, проведенных на искусственной среде, нами были поставлены опыты на почвенных вытяжках с целью максимально приблизить условия эксперимента к природным условиям.

Были использованы водные вытяжки из подмосковных почв, которые содержали мало молибдена (17 *мкг/л*), ванадия (20 *мкг/л*) и меди (13 *мкг/л*). Применялись почвенные вытяжки и без добавления молибдена и меди и с внесением различных их концентраций: $CuSO_4 \cdot 5H_2O$— 0,5; 7 и 50 *мг/л*; $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$ — 5; 27 и 150 *мг/л*. Среды засевали узбекским и подмосковным штаммами Az. chroococcum.

Данные по меди подтвердили результаты исследований, проведенных на искусственных средах. Опыты на почвенных вытяжках показали, что азотфиксаторы приспособлены к определенному содержанию меди в почве. Подмосковный штамм обитает в природе в условиях низкого содержания этого элемента. Поэтому добавление меди к вытяжке из подмосковной почвы подавляло рост и фиксацию азота у подмосковного штамма. У узбекского штамма, обитающего в почве, обогащенной медью, максимальный рост и самая высокая активность азотфиксации наблюдались при добавлении к вытяжке из подмосковной почвы $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ в количестве 0,5 *мг/л*, т. е. оптимум роста и азотфиксации сдвигался в сторону более высоких концентраций меди.

Та же картина наблюдалась в опытах с молибденом (Ковальский,

Летунова, 1966а). Добавление молибдена в вытяжку из подмосковной почвы не активировало фиксацию азота у штамма Az. chroococcum, выделенного из этой почвы. Напротив, узбекский штамм резко увеличивал биологическое связывание азота при добавлении к вытяжке из подмосковной почвы молибденовокислого натрия в количестве 150 *мг/л* (рис. 31). Представляло интерес изучить зависимость азотфиксации Az. chroococcum от величины накопления клетками молибдена (Ковальский и др., 1967).

На рис. 31 видно, что при увеличении концентрации молибдена в почвенной вытяжке повышается содержание этого элемента в клетках подмосковного (5) и узбекского (16) штаммов (при добавлении элементного молибдена в количестве 58 *мг/л* — соответственно в 330 и 450 раз по сравнению с почвенной вытяжкой без внесения молибдена — 17 *мкг/л*).

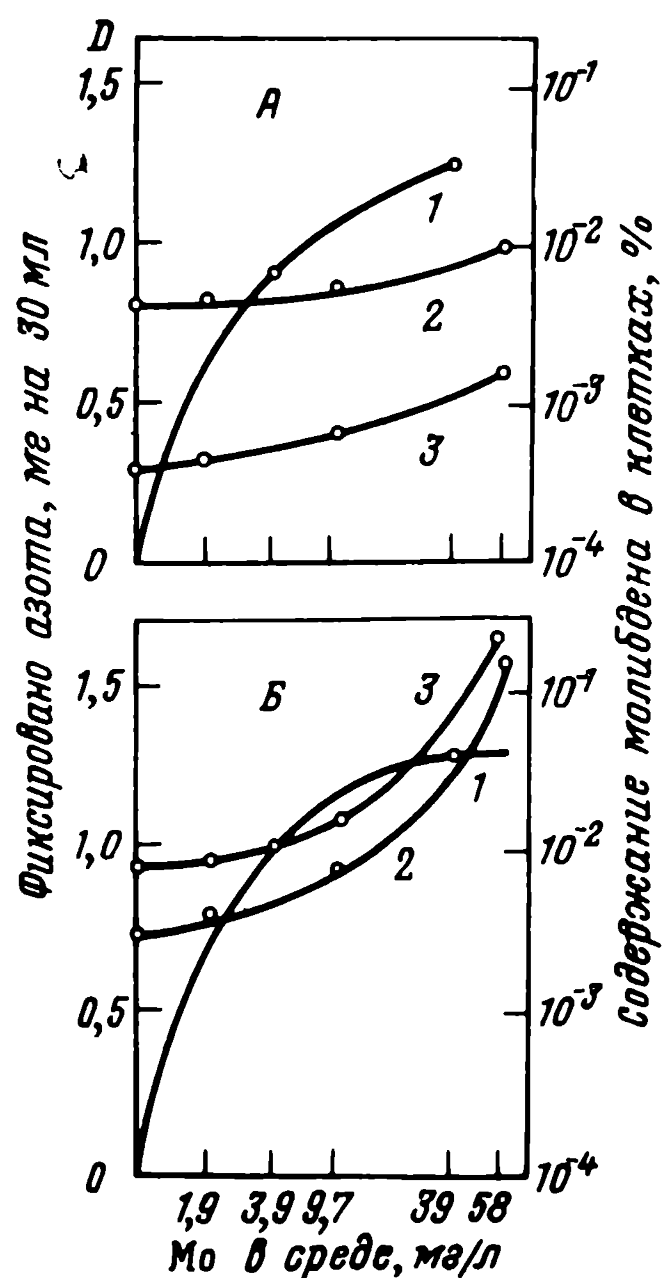


Рис. 31. Накопление молибдена (*1*), фиксация азота (*2*) и рост (*3*) у штаммов Azotobacter chroococcum

А — штаммы из почвы с пониженным содержанием молибдена (Московская обл.); *Б* — штаммы из почвы, обогащенной молибденом (Узбекская ССР)

У подмосковного штамма фиксация азота почти не увеличивается с повышением концентрации молибдена в клетках (рис. 31, *А*), а у узбекского штамма при низком содержании молибдена в среде фиксация азота повышается незначительно (рис. 31, *Б*).

Только после внесения $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$ в количестве 27—150 *мг/л* (в пересчете на элементный молибден — 9,7—58 *мг/л*) и достижения определенного уровня содержания молибдена в клетках ($1,2 \cdot 10^{-2}$% и выше) биологическое связывание азота резко возрастает. Это можно объяснить адаптацией узбекского штамма Az. chroococcum к высокому естественному содержанию Mo в почве.

На основе полученных данных нами сделано предположение, что образование активных ферментов фиксации азота определяется адаптацией Az. chroococcum к определенному содержанию молибдена в естественной среде обитания.

В условиях биогеохимических провинций с различным содержанием Co (Азербайджанская ССР, Курская и Ярославская области) нами изучался синтез кобальтсодержащего витамина B_{12} иловой микрофлорой.

Впервые стимулирующее влияние кобальта на продуцирование витамина B_{12} обнаружили в 1948 г. Вуд и Хендлин (цит. по кн. Darken, 1953). Позднее появился целый ряд работ, подтверждающих это открытые (Hendlin a. Ruger, 1950; Garibaldi et al., 1953; Шапошников и др., 1962; Быховский и др., 1969).

В дальнейшем большинство исследователей для увеличения синтеза витамина B_{12} микроорганизмами использовало случайные концентрации кобальта, без предварительного подбора оптимальных доз (Halbrook et al., 1950; Burton a. Lochhead, 1951; Конова, Борисова, 1961). Например, Вуд и Хендлин (Wood a. Hendlin, 1952) добавляли в питательную среду для выращивания St. griseus азотнокислый кобальт от 0,1 до 2 *мг/л*, тогда как Мак-Даниэль и Вудрафф (Mc/Daniel a. Woodruff, 1954) — от 1 до 10 *мг/л*.

Часть исследователей занималась подбором оптимальных концентраций кобальта для синтеза витамина B_{12} (Hendlin a. Ruger, 1950; Principl a. Thornberry, 1952; Сурикова, Попова, 1957; Ковальский и Летунова,

1964). В работах по подбору оптимальных доз кобальта можно наметить два принципиально различных подхода к изучению этого вопроса.

Большинство исследователей использовали произвольные концентрации солей кобальта, без учета его содержания в естественной среде обитания микроорганизмов. При такой постановке опытов получались противоречивые данные даже для одного и того же вида микроорганизмов. Например, по Принципл и Торнберри (Principl a. Thornberry, 1952), оптимальными для синтеза витамина B_{12} дозами хлористого кобальта следует считать 26—208 *мг/л*, тогда как по данным Хендлин и Раджер (Hendlin a. Ruger, 1950) — 1—2 *мг/л*.

Другой подход к изучению этого вопроса намечен в наших работах, проведенных в аспекте геохимической экологии (Ковальский, Летунова, 1964). Нами изучен синтез витамина B_{12} при различных концентрациях кобальта у 570 штаммов бактерий, актиномицетов и грибов, выделенных из иловых отложений, обогащенных (Азербайджанская ССР) и обедненных (Ярославская обл.) этим элементом. В опытах использовались концентрации кобальта, приближающиеся к его содержанию в естественной среде обитания микроорганизмов (количество $CoCl_2 \cdot 6H_2O$ — 2; 37; 65; 100 и 240 *мг/л*).

Подавляющее большинство штаммов, выделенных из илов, обогащенных кобальтом (Азербайджанская ССР), хорошо синтезирует витамин B_{12} в широких пределах концентраций хлористого кобальта (41,7% — от 2 до 240 *мг/л*; 33,4% — от 2 до 100 *мг/л*). Наоборот, основная масса штаммов, изолированных из бедных кобальтом илов, характеризуется узкими пределами концентраций хлористого кобальта, оптимальных для синтеза витамина B_{12}: 29,2% — от 2 до 65 *мг/л*; 51% — от 2 до 37 *мг/л*. Эти данные показывают, что концентрации кобальта, оптимальные для синтеза витамина B_{12}, определяются степенью приспособления микроорганизмов к содержанию этого элемента в естественной среде обитания различных кобальтовых биогеохимических провинций.

Большой интерес представляет выявление биохимических механизмов адаптаций микроорганизмов к различному содержанию микроэлементов в естественной среде обитания различных биогеохимических провинций. Только таким путем может быть достигнуто понимание процессов, происходящих при адаптации к геохимическим условиям среды (Ковальский, 1963).

Рассмотрим этот вопрос на примере селена.

Многими исследователями (Levine, 1925, Hewitt, 1951) было показано, что при культивировании микроорганизмов на среде с высокими концентрациями ионов селена они приобретают розовую или красную окраску, что свидетельствует об отложении элементного селена в результате восстановления его соединений. С помощью фазово-контрастной микроскопии установлено, что элементный селен откладывается в клетке в виде гранул и частичек красного цвета (Zalokor, 1953; Falcone a. Nickerson, 1963).

При изучении различных систематических групп микроорганизмов (бактерий, актиномицетов, грибов), выделенных из почв биогеохимических провинций с недостатком (Московская обл.) и избытком (Тувинская АССР) селена (см. табл. 13), нами было отмечено восстановление селенита до элементного состояния при высоких концентрациях (500 и 1000 *мкг*/100 *мл*) этого элемента в среде (Летунова и др., 1968). По данным Фальконе и Никерсона (Falcone a. Nickerson, 1963), покоящиеся клетки селенитустойчивого штамма Candida albicans (RM 806) быстро восстанавливают селенит до красной модификации аморфного селена. Проведенные ими исследования с бесклеточными экстрактами Candida albicans показали, что этот процесс является ферментативным с оптимумом действия при pH=7 и концентрации селенита $1 \cdot 10^{-2}$ М. Активность ферментной системы исчезала при диализе, но восстанавливалась при до-

бавлении диализуемых веществ и прокипяченного недиализованного экстракта. Источник кофермента, изученный этими авторами, включает хинон, тиоловое вещество, пиридиннуклеотид и донатор электрона.

На основе собственных наблюдений и литературных данных нами было высказано предположение, что одним из биохимических механизмов адаптации микроорганизмов к высоким концентрациям селена в среде является появление фермента, который восстанавливает растворимые соединения селена и переводит их в форму, недоступную микроорганизмам, вероятно, неактивную внутри клеток.

Для подтверждения этого предположения нами были проведены исследования по восстановлению селена штаммами Bac. megaterium, выделенными из почв с высоким (Тувинская АССР) и низким (Московская обл.) содержанием селена и характеризующимися различной степенью резистентности к данному элементу.

Изучались следующие штаммы Bac. megaterium: тувинский штамм 8, приспособленный к высокому содержанию селена в почве и неадаптирующийся к низким концентрациям селена, и подмосковный штамм 101 (свежевыделенный, адаптированный к низкому содержанию селена в почве, и пассированный, т. е. приученный к высокому содержанию этого элемента).

Опыты проводились как с целыми клетками, так и с бесклеточными экстрактами, полученными путем механического растирания клеток с кварцевым песком (Летунова и др., 1968).

Была изучена редуцирующая способность клеток и бесклеточных экстрактов при различных концентрациях селенита, а также при различной pH в инкубационной смеси.

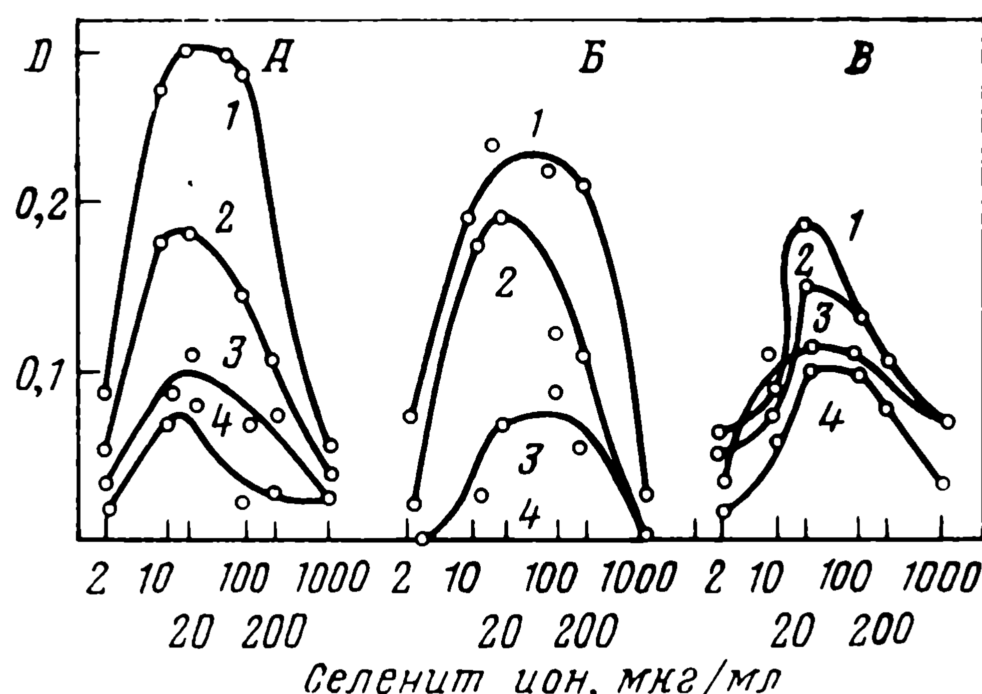


Рис. 32. Влияние концентраций селенит-иона в инкубируемой смеси на восстановление его клеточными суспензиями

А — клетки тувинского штамма 8, выращенные на среде Чапека
Количество селена (в *мкг*/100 *мл*): *1* — 500; *2* — 100; *3* — 10; *4* — 0,1. *Б* и *В* — клетки штамма 101 (соответственно исходного и пассируемого), выращенные при содержании в среде 500 (*1*), 50 (*2*), 0,5 (*3*) и 0,1 (*4*) *мкг*/100 *мл* среды. pH водной суспензии — 6,4

В результате проведенных исследований установлено, что клеточные суспензии и бесклеточные экстракты обоих изученных штаммов Bac. megaterium при их инкубировании в среде с различными концентрациями селенита (2; 10; 20; 100; 200; 1000 *мкг/мл*) способны восстанавливать его до элементного состояния. У клеточных суспензий (рис. 32) оптимум активности восстановления селенита лежит в интервале концентраций от 10 до 100 *мкг/мл* (в пересчете на элементный селен), для большинства — при 20 *мкг/мл*. Оптимальная величина pH — 6,4 (рис. 33). Бесклеточные экстракты активны при содержании селена в инкубационной смеси от 10 до 100 *мкг/мл* с оптимумом при 100 *мкг/мл* (рис. 34). Оптимальное значение pH различно для бесклеточных экстрактов отдельных штаммов: для тувинского штамма — 7,0, для подмосковного свежевыделенного — 6,0 и для подмосковного пассированного — 6,4 (рис. 35).

Степень восстановления селенита бесклеточными экстрактами и клеточными суспензиями увеличивается с повышением его содержания в среде, в которой выращивались бактерии (см. рис. 32—35).

Интересно отметить, что между тувинским и подмосковными штаммами

Bac. megaterium наблюдаются различия по их способности восстанавливать селенит-ион при выращивании на среде без добавления селена. Штамм 8, устойчивый к высоким концентрациям селена и выращенный на среде без этого элемента при последующем инкубировании с селенитом, восстанавливает его до элементного состояния (рис. 32, A_4).

Свежевыделенный подмосковный штамм 101, приспособленный к низкому содержанию селена в почве, при его выращивании на среде без этого элемента и последующем инкубировании с селеном не восстанавливает его (рис. 32, $Б_4$).

В процессе адаптации штамма 101 к более высоким концентрациям селенита (5 *мкг* элементного селена на 100 *мл*) способность к восстановлению появляется и у клеток, выращенных без добавления данного элемента (рис. 32, $В_4$).

Нами было проведено исследование редуцирующей активности диализованного экстракта, приготовленного из клеток штамма 8, а также изучено влияние добавок прокипяченного экстракта к диализованному экстракту и действие добавления гексановой и водной фаз к диализованному экстракту на восстановление селенита.

Как было установлено, диализ экстракта приводит к ослаблению редуцирующей активности в 2 раза по сравнению с контролем. Активность повышается, если к диализованному экстракту добавить прокипяченный экстракт и н-гексановый компонент. Однако активность при этом ниже по сравнению с таковой недиализованного экстракта. Добавка водной фазы от экстракции н-гексаном к диализованному экстракту не оказывает заметного влияния.

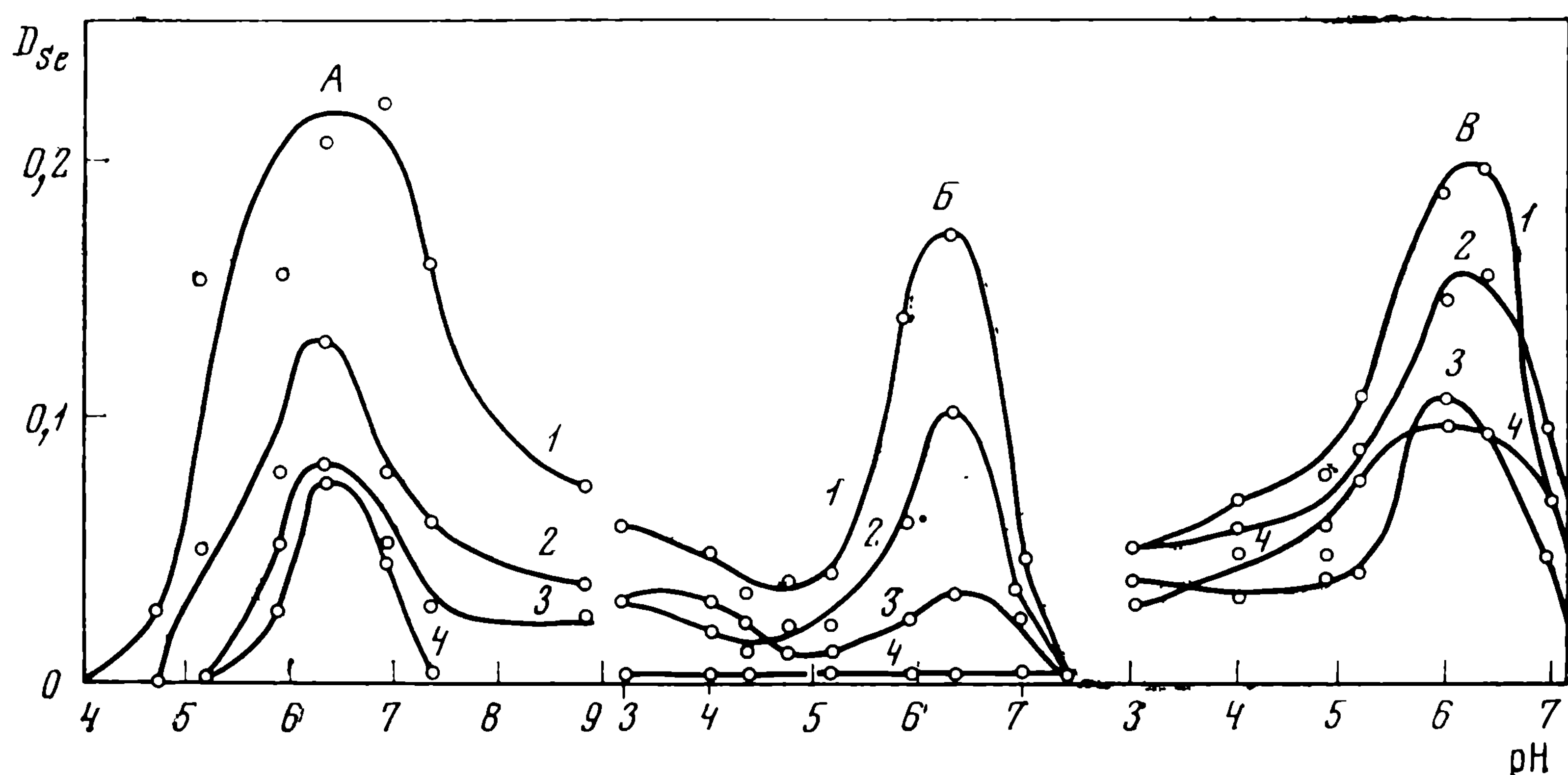


Рис. 33. Влияние pH на восстановление селенита клеточными суспензиями. Усл. обозн. см. на рис. 32. Концентрация селена — 20 *мкг/мл*

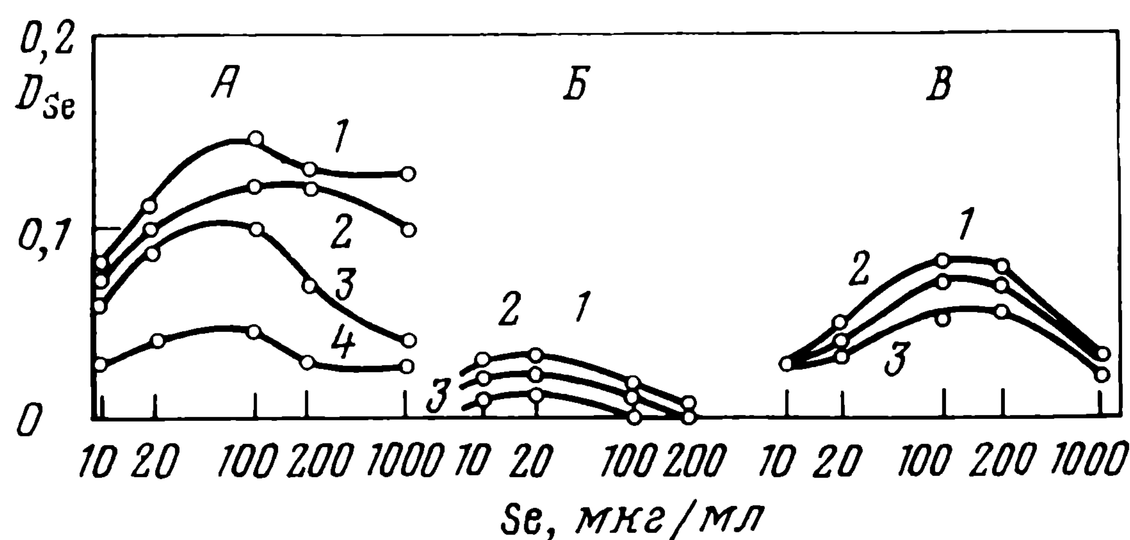


Рис. 34. Влияние концентраций селенит-иона в инкубируемой смеси на восстановление его бесклеточными экстрактами

А — экстракты из клеток тувинского штамма 8, выращенных в питательной среде со следующим содержанием *мкг*/100 *мл*. *1* — 500, *2* — 100, *3* — 10 и *4* — 0,1. *Б* — экстракты из клеток штамма 101 (исходного), выращенного при следующем содержании (*мкг*/100 *мл*): *1* — 500, *2* — 50 и *3* — 0,5. *В* — экстракты из клеток штамма 101 (пассированного), выращенных в среде с содержанием (*мкг*/100 *мл*): *1* — 50, *2* — 0,5, *3* — 0,1 *мкг* Se/100 *мл*. pH инкубируемой смеси штаммов 8 и 101 (исходного) составлял 7, штамма 101 (пассированного) — 6

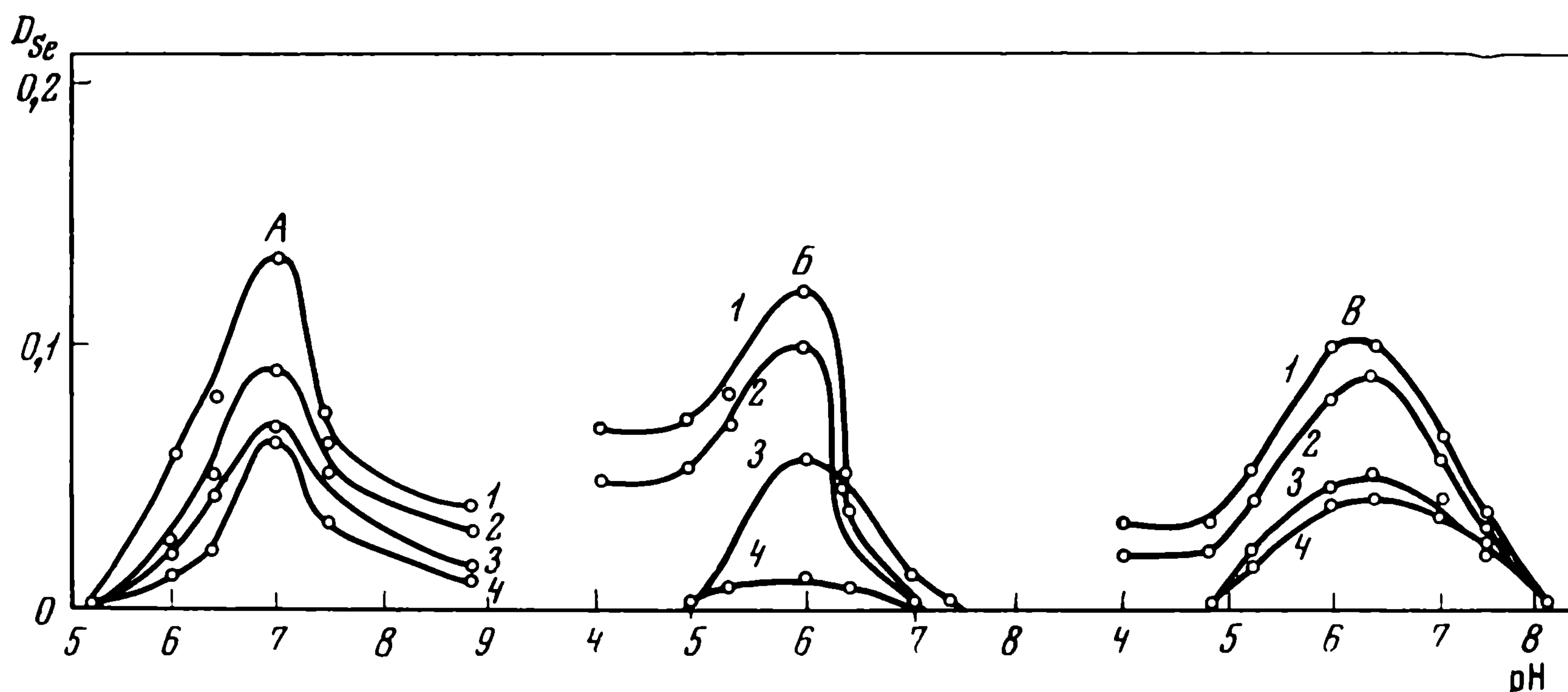


Рис. 35. Влияние величины pH на восстановление селенита бесклеточными экстрактами. Усл. обознач. см на. рис. 34; концентрация селена 20 *мкг/мл*

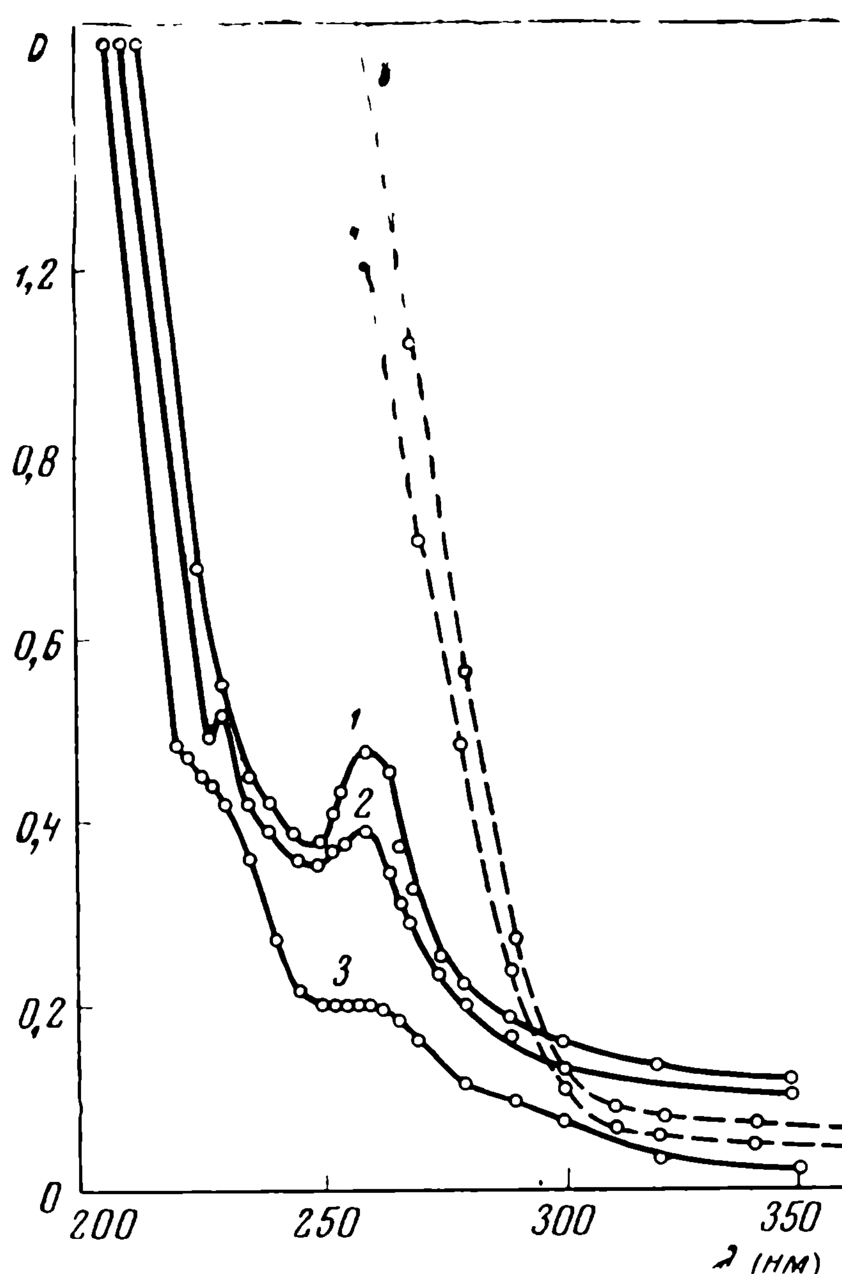


Рис. 36. Кривые светопоглощения экстрактов при различной обработке

1 — гексано-органическая фаза после экстракции прокипяченного экстракта *н*-гексаном; *2* — прокипяченный экстракт; *3* — водная фаза после экстракции *н*-гексаном; *4* — экстракт после диализа; *5* — экстракт до диализа

Таким образом, прокипяченные бесклеточные экстракты содержат вещество, которое стимулирует восстановление селена и при экстракции гексаном переходит в органическую фазу.

На рис. 36 приведены кривые светопоглощения гексановой органической фазы, прокипяченного экстракта, обработанного н-гексаном, а также бесклеточных экстрактов до и после диализа в ультрафиолетовой области спектра. Как видно, прокипяченный экстракт имеет четко выраженный максимум поглощения при 260 *нм*. Экстракция гексаном полностью снимает этот максимум, который затем проявляется в гексано-во-органической фазе.

Полученные данные по исследованию восстановления селенит-иона до элементного состояния клеточными экстрактами штаммов Bac. megaterium, выделенных из почв с различным содержанием селена, указывают на наличие в этих организмах редуцирующей ферментной системы, восстанавливающей селен.

О природе ферментной селеноредуктазной системы трудно судить. Однако характер этого фермента у клеток Bac. megaterium подобен ферменту, найденному в клетках Candida albicans (Nickerson a. Falcone, 1963). Эту систему, по-видимому, следует отнести к флаво-протеид-

ному энзиму, действие которого состоит в переносе электронов от трифосфопиридинсодержащего субстрата через флавин и хинон к Se^{4+}, связанному с дитиолом (рис. 37). Акцептирование хиноном двух электронов сопровождается удалением кислорода и образованием воды. При этом нарушаются связи селена через кислород с хиноном, селен акцептирует оба электрона, а остальные два присоединяются к селену при разрыве селен-дитиоловых связей, в результате чего образуется аморфный селен.

Данный фермент, по-видимому, является цитоплазматическим (Falcone a. Nickerson, 1967). Активность фермента связана с наличием кофермента, вероятно, хиноновой природы, так как экстрактивные вещества в н-гексане обладали спектром поглощения, характерным для группы

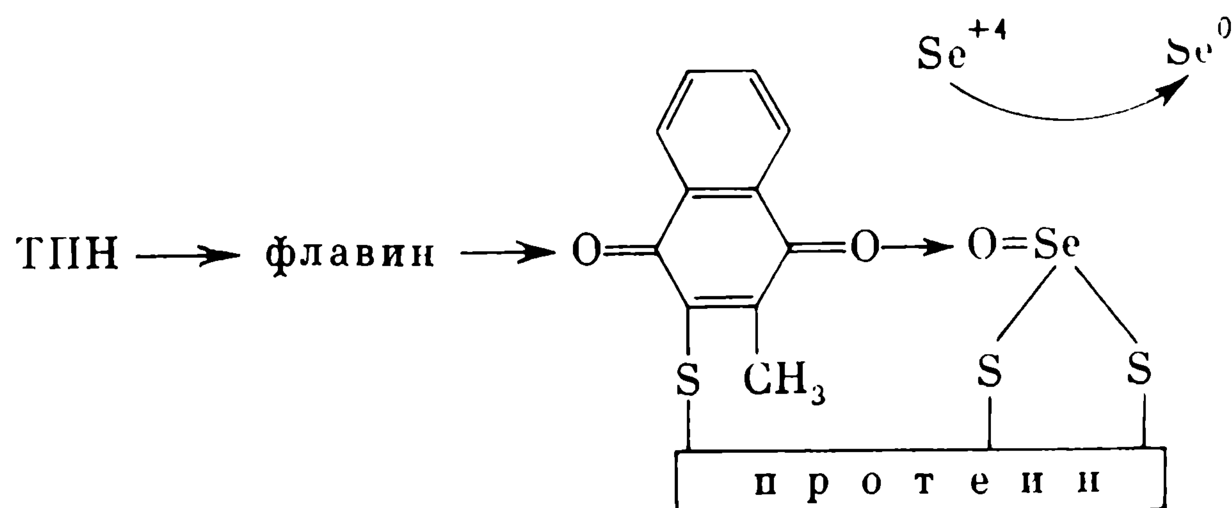


Рис. 37. Возможный механизм восстановления селенит-иона клетками Candida albicans (Nickerson a. Falcone, 1963)

веществ, содержащих хинон, а активирующее влияние катионов (Mg и Ca) проявляется в результате каталитического усиления акцептирования электронов, возникающего при образовании координационных и хелатных комплексов с белком.

Как уже указывалось, ферментные системы тувинского и подмосковного штаммов различаются между собой по ряду признаков.

Особый интерес представляют различия между тувинским и подмосковным штаммами в способности восстанавливать селенит при их выращивании на среде без добавления селена. По-видимому, тувинский штамм 8 обладает конституционным ферментом, который присутствует в организме даже при его выращивании на среде без добавления селена. Эта особенность фермента объясняется тем, что штамм 8 обитает в почве, значительно обогащенной селеном. В таких условиях большие количества селена постоянно вовлекаются в обмен веществ. Организмы приспособились к избытку селена путем образования конститутивного фермента селенредуктазы, восстанавливающей растворимый селен до нерастворимого элементного состояния.

У подмосковного штамма 101, обитающего в условиях низкого содержания селена в почве, нет необходимости обезвреживать избыток этого элемента. Поэтому селенредуктаза появляется у него только при выращивании на среде с добавлением селена и является адаптивным индуцированным ферментом. Индукция селенредуктазы наблюдается также у тувинского штамма 8, так как ее активность возрастает при увеличении содержания селенит-иона в среде.

На основании проведенных исследований можно считать, что биохимический механизм адаптации микроорганизмов к высокому содержанию селена в среде заключается в ферментативном восстановлении растворимого селенит-иона до элементного состояния. Такие процессы адаптации одних и тех же видов микроорганизмов к различной концентрации в почвах селена проявляются различно в геохимических условиях Тувинской и Подмосковной провинции. Очевидно, биологическая природа организмов одних видов в различных геохимических условиях может зна-

чительно различаться. В таких условиях видовое живое вещество (одного вида) будет также неидентичным.

Генетическая трансформация адаптивных реакций к определенному содержанию химических элементов в естественной среде обитания у микроорганизмов. Как было показано в предыдущих разделах, почвенная и иловая микрофлора приспособлена к определенным концентрациям кобальта, меди, молибдена, ванадия, урана, бора и селена в естественной среде обитания. Представляло интерес получение информации о генетической природе процессов приспособления. С этой целью нами сделана попытка генетической трансформации с помощью ДНК некоторых экологических признаков у микроорганизмов.

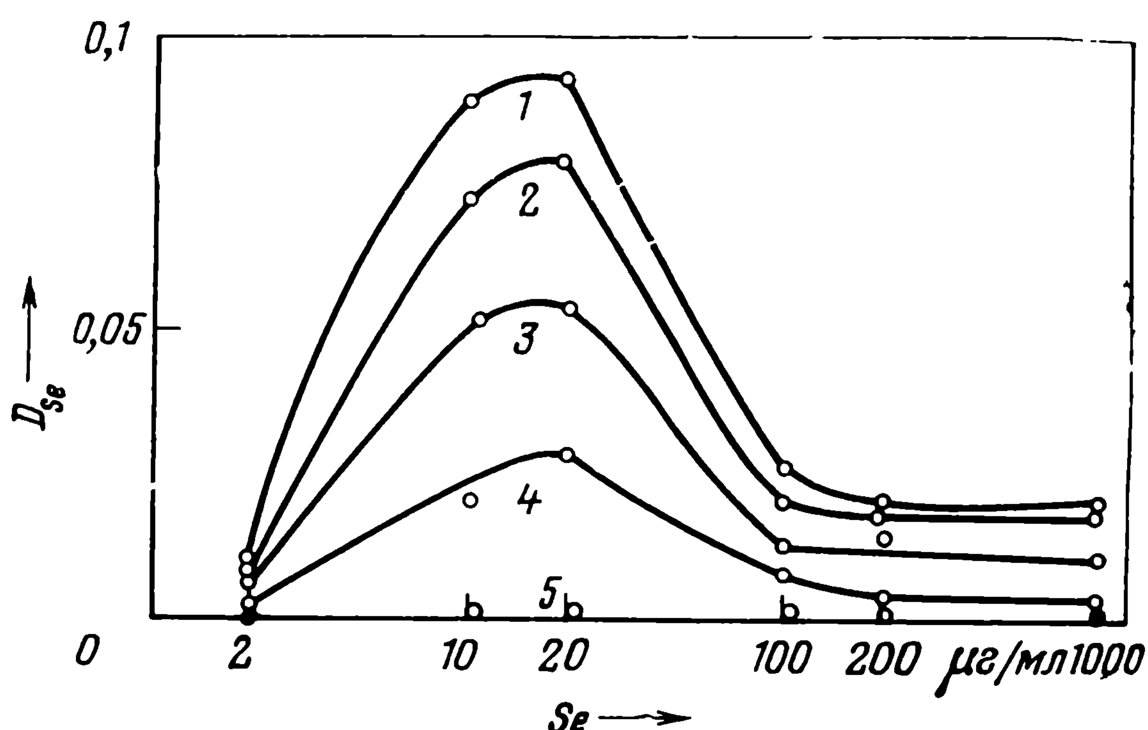


Рис. 38. Восстановление селенита Bac. megaterium

1 — донор (штамм 8), *2—4* — трансформанты (соответственно Т-8; Т-6; Т-5); *5* — реципиент (штамм 101)

В первых опытах была проведена передача с помощью ДНК устойчивости к избытку селена в почве и образования селенредуктазы у Bac. megaterium. Исследовались уже описанные нами штаммы Bac. megaterium 8 и 101, изолированные из почв с неодинаковым содержанием селена, характеризующиеся неодинаковой устойчивостью к селену и различным характером селенредуктазы.

В качестве донора использовали штамм 8, способный расти при высоких концентрациях селена (до 500 *мг/л*) и обладающий конститутивной селенредуктазой. Реципиентом служил штамм 101, растущий при более низких концентрациях селена (до 180 *мг/л*) и обладающий адаптивной селенредуктазой.

В табл. 19 представлены данные, иллюстрирующие трансформацию устойчивости к селену у Bac. megaterium. Из таблицы видно, что в наших опытах процент трансформантов (от общего числа клеток) составил 0,05—1,08%. Прозоров (1966) и Парийская (1967) получили у Bac. subtilis от 0,05 до 0,08% трансформантов, Хочкис (1960) у бактерий — от 0,2 до 5% (иногда 17%).

На рис. 38 представлены данные по определению редуцирующей способности у донора и трансформантов. Реципиент (штамм 101), выращенный на среде без селена, при последующем инкубировании с селеном не восстанавливает его. У донора (штамм 8) при этих же условиях обнаруживается селенредуктаза.

Трансформанты, подобно донору, обладают селенредуктазной активностью, но в меньшей степени, чем донор.

Нами установлено, что устойчивость к селену и способность синтезировать селенредуктазу на среде без селена сохранялись у трансформантов в течение двухлетних пересевов в лабораторных условиях. Полученные результаты показали наследственный характер устойчивости к селену у Bac. megaterium 8, обитающего в условиях избытка этого элемента в почве.

Явление генетической трансформации было использовано нами также при изучении природы приспособительных реакций к избытку бора в

Таблица 19

Трансформация устойчивости к селену у Bac. megaterium

№№ опытов	Содержание в 1 *мл* суспензии		Процент трансформантов от общего числа клеток	№№ опытов	Содержание в 1 *мл* суспензии		Процент трансформантов от общего числа клеток
	общее количество клеток	количество трансформантов			общее количество клеток	количество трансформантов	
1	3 684 200	6640	0,18	7	6 430 200	15 600	0,24
2	7 275 100	14 700	0,22	8	4 515 000	4820	0,10
3	2 430 000	26 400	1,08	9	4 400 000	6400	0,14
4	5 960 000	7900	0,13	10	4 062 000	3500	0,08
5	7 100 000	19 300	0,27	11	7 090 000	4000	0,05
6	4 630 000	21 000	0,45	12	4 010 200	5750	0,14

Контроль: ДНК — нет роста на чашках; донор — хороший рост на среде Чапека без селена и с добавлением 200 *мг/л*; реципиент — хороший рост на среде без селена. При 200 *мг* селена на литр рост отсутствует.

почве у Act. indigocolor. Исследования проводились с двумя штаммами Act. indigocolor (1100 и 1029), выделенными из почв с различным содержанием бора и образующими синий пигмент. Эти штаммы обладали неодинаковой устойчивостью к бору и различным пигментообразованием.

В качестве донора использовали штамм 1100, выделенный из почвы с высоким содержанием бора и приспособленный к избытку этого элемента в естественной среде обитания (предельная концентрация для роста — 12 *г* буры на литр). Реципиентом служил штамм 1029, изолированный из почвы с низким содержанием бора (предельная концентрация

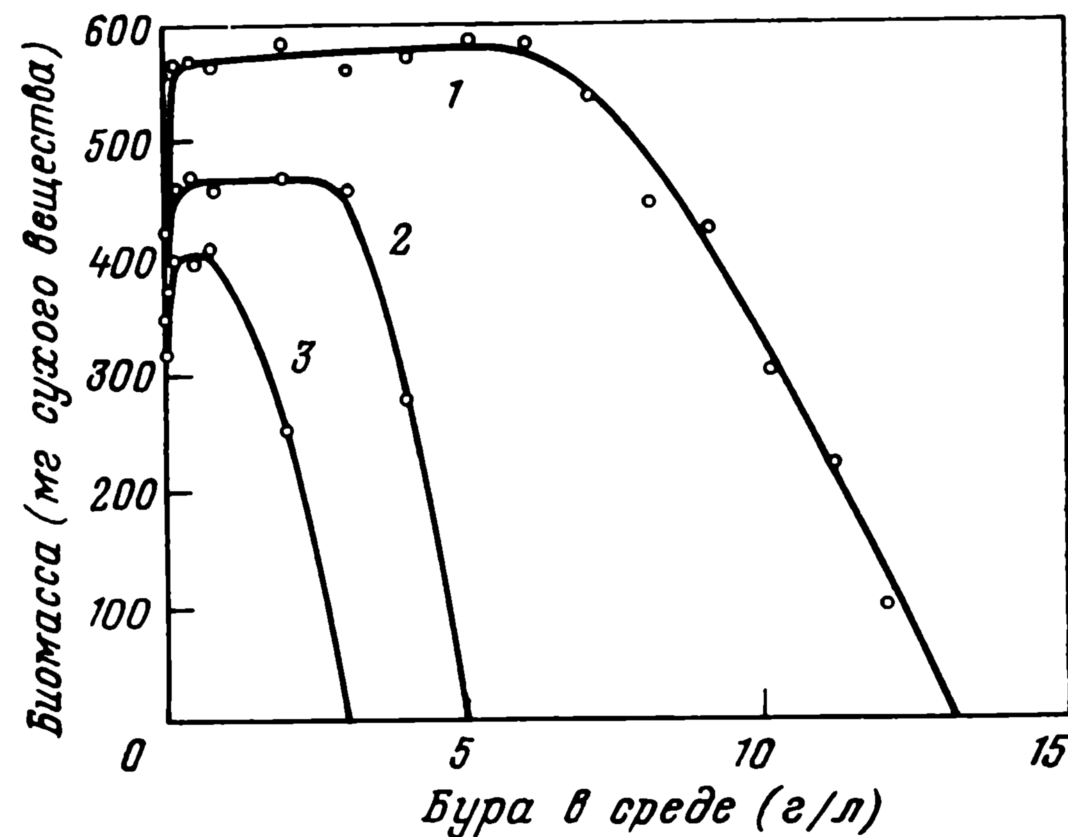


Рис. 39. Рост Actinomyces indigocolor при различном содержании бора в среде

1 — донор (штамм 1100), *2* — трансформант (штамм Т-17), *3* — реципиент (штамм 1029)

для роста — 2 *г* буры на литр). Нам удалось получить трансформанты, устойчивые к более высоким концентрациям буры — 4 *г/л*, чем штамм-реципиент — 2 *г/л*: на 381—583 колонии штамма-реципиента приходится 1—6 колоний трансформантов, что составляет от 0,21 до 1,38%. В опытах Мацелюха (1963) процент трансформантов колебался от 0,1 до 2,5%.

На рис. 39 представлен рост штаммов — донора, реципиента и трансформанта Т-17 при различном содержании буры в питательной среде. У донора (штамм 1100) оптимальный рост наблюдался в пределах от 0,08 до 6 *г/л*. При дальнейшем увеличении концентраций буры в среде рост постепенно уменьшался и при 14 *г/л* отсутствовал совсем. У штамма-реципиента (1029) значительное угнетение роста происходило уже

при содержании буры 2 *г/л*, а при 3 *г/л* рост полностью подавлялся. Трансформант (штамм Т-17) хорошо рос в пределах от 0,08 до 3 *г/л*, при 4 *г/л* рост частично угнетался, а при 5 *г/л* — он отсутствовал.

Таким образом, по сравнению с реципиентом у трансформантов обнаружено расширение оптимума роста и сдвиг предельных для роста концентраций бора к более высоким значениям.

В опытах по генетической трансформации нами показано, что у некоторых культур (Bac. megaterium, Act. indigocolor 1100 и 1029), обитающих в различных геохимических условиях, приспособительные реакции к определенному содержанию селена и бора в естественной среде обитания носят наследственный характер и обусловлены генетическими особенностями организмов.

По нашему предположению, штаммы, характеризующиеся большой устойчивостью к избытку элементов в естественной среде обитания и наследственным характером этого признака, могут представлять собой мутанты. По-видимому, в экстремальных условиях среды обитания высокое содержание микроэлементов может явиться мутагенным фактором, под действием которого изменяется наследственная природа организмов и возникают мутанты, обладающие новыми генетическими свойствами.

Накопление микроэлементов микроорганизмами, обитающими в различных геохимических условиях. Литературные данные о содержании микроэлементов в микроорганизмах очень отрывочны и неполны. У представителей отдельных систематических групп обнаружены молибден, медь, никель, кобальт, цинк, марганец, железо, сера, свинец, йод, уран, серебро, селен, стронций, барий, литий, алюминий, кальций (Leach, 1905—1906; Bradley, 1910; Kupzic, 1929; Barber, 1935; Williams et al., 1956; Бершова, 1956; Koch a. Dedic, 1957; Keller et al., 1958; Красильников и др., 1958; Ковальский и др., 1965; Красильников, 1967; Kassner a. Kamen, 1968; Витвицкий, 1907).

Доказано, что некоторые микроорганизмы могут аккумулировать микроэлементы в количествах, в сотни раз превышающих их содержание в питательной среде (Tosic a. Mitchell, 1948; Басс-Шадхан, 1959). При этом степень накопления микроэлементов в клетках зависит от вида микробов, состава среды, от величины ее pH, снабжения воздухом, добавок микроэлементов, от количества клеток в единице объема и других факторов (Neyland et al., 1952; Gesswagner a. Altman, 1967). Основная часть микроэлементов, поглощенных микроорганизмами, прочно связывается в клетке и не удаляется при отмывании. Однако вопрос о формах соединений микроэлементов в микробной клетке изучен еще недостаточно.

Нами исследовалось концентрирование урана, селена, бора, молибдена, ванадия и меди микроорганизмами, выделенными из илов и почв, собранных в неодинаковых геохимических условиях. Опыты проводились на питательных средах и почвенных вытяжках без добавления микроэлементов и с внесением их в различных концентрациях.

Нами показано, что клетки микроорганизмов при их выращивании на питательных средах с добавлением различных концентраций микроэлементов могут накапливать: урана — от $1{,}5 \cdot 10^{-4}$ до $3{,}6 \cdot 10^{-1}\%$, селена — от $2{,}6 \cdot 10^{-5}$ до $1{,}8 \cdot 10^{-1}\%$, молибдена — от $1{,}0 \cdot 10^{-4}$ до $4{,}5 \cdot 10^{-2}\%$, ванадия — от $6{,}0 \cdot 10^{-5}$ до $1{,}7 \cdot 10^{-2}\%$, меди — от $2{,}0 \cdot 10^{-4}$ до $1{,}0 \cdot 10^{-2}\%$, бора — от $2{,}1 \cdot 10^{-5}$ до $3{,}9 \cdot 10^{-1}\%$ (Ковальский и др., 1965, 1966, 1968; Летунова и др., 1968; Грибовская, Летунова, 1969).

У подавляющего большинства изученных штаммов концентрирование микроэлементов клетками возрастало по мере увеличения их содержания в питательной среде.

Представляло интерес сравнить закономерности накопления микроэлементов у микроорганизмов, обитающих в почвах и илах с различным их содержанием.

Нами установлено, что при увеличении концентрации селена в среде с $1{,}0 \cdot 10^{-7}$ до $5{,}0 \cdot 10^{-7}$% его содержание в клетках Bac. megaterium почти не изменилось. При дальнейшем увеличении содержания селена в среде его накопление бактериями значительно возросло (при $1{,}0 \cdot 10^{-6}$% — в 2 раза, при $5{,}0 \cdot 10^{-6}$% — в 7,2 раза, при $5{,}0 \cdot 10^{-5}$% — в 80 раз). Очевидно, что в определенных пределах концентраций селена в среде у подмосковного штамма Bac. megaterium существует ограничение поглощения данного металла из среды, т. е. его регулирование. При достижении пороговой концентрации ($5{,}0 \cdot 10^{-7}$%), по-видимому, происходит нарушение регулирования поглощения селена из среды, приводящее к сильному увеличению его накопления клетками. У тувинских штаммов 9 и 20 пороговые концентрации, выше которых наблюдался срыв регулирования поглощения селена из среды, лежали при более высоком содержании этого элемента — $5{,}0 \cdot 10^{-6}$%. Полученные данные свидетельствуют о существовании различий в накоплении селена у культур Bac. megaterium, обитающих в почвах с неодинаковым содержанием этого металла. Интересно отметить, что у тувинского штамма 8, у которого устойчивость к избытку селена в почве, по-видимому, имеет наследственный характер, не удалось обнаружить срыва регулирования поглощения этого элемента из среды даже при содержании в среде $1{,}0 \cdot 10^{-3}$% селена.

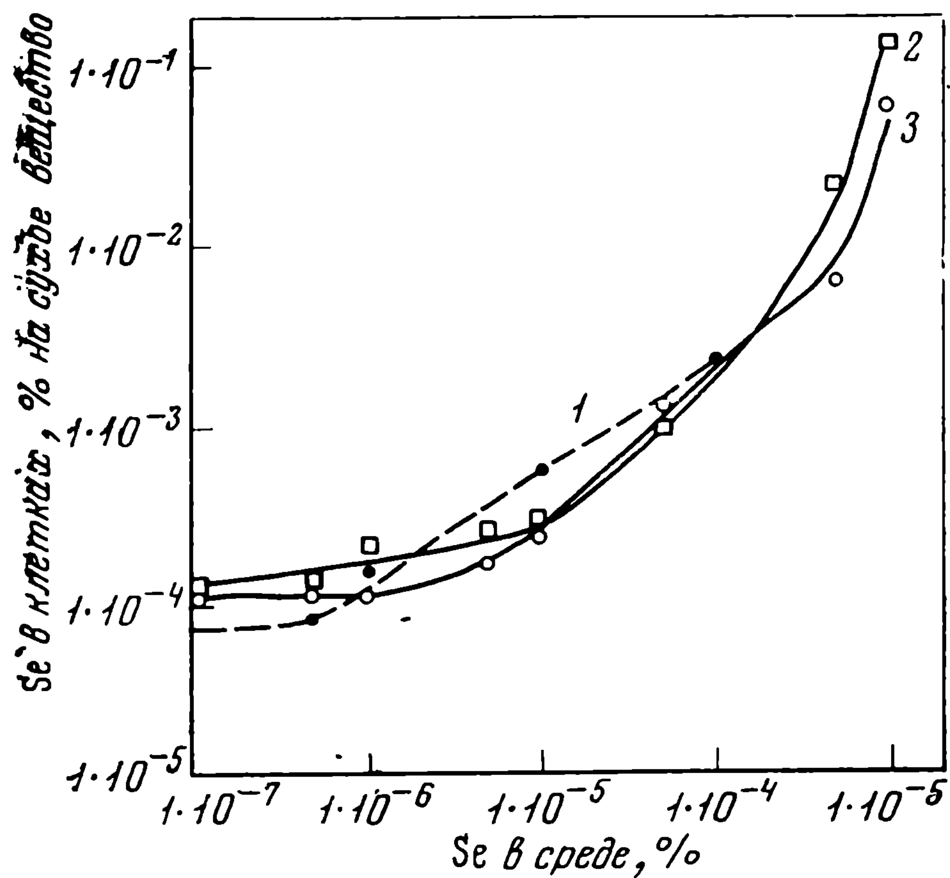
У изученных штаммов актиномицетов, обитающих в почвах с неодинаковым содержанием селена, также были установлены различия в пороговых концентрациях. Из рис. 40 видно, что у подмосковного штамма Act. griseus 39 резкое увеличение накопления селена происходит при более низком содержании этого элемента в среде ($5{,}0 \cdot 10^{-7}$%) по сравнению с тувинскими штаммами Act. glaucus 18 и Act. achromogenes 11 (соответственно $1{,}0 \cdot 10^{-6}$% и $1{,}0 \cdot 10^{-5}$%).

У подмосковных штаммов грибов из рода Penicillium (рис. 41) верхняя пороговая концентрация, при достижении которой наблюдалось резкое увеличение накопления селена организмами, лежала при содержании его в среде $1{,}0 \cdot 10^{-6}$%, у тувинских штаммов — при $5{,}0 \cdot 10^{-6}$% — $1{,}0 \cdot 10^{-5}$%. На рисунке видна и нижняя пороговая концентрация, которая для тувинских штаммов, вероятно, сдвинута к большим концентрациям по сравнению с подмосковными штаммами. Но диапазон концентраций, в которых происходит регулирование поглощения клетками селена, у тувинских штаммов несомненно шире.

На рис. 42 представлены данные по концентрированию урана двумя штаммами Bac. mesentericus, обитающими в иловых отложениях с различным содержанием этого элемента. Из этого рисунка видно, что подмосковный штамм, выделенный из илов с низким содержанием урана, при концентрации в среде $2{,}8 \cdot 10^{-7}$% этого элемента накапливал почти в два раза меньше урана, чем иссыккульский штамм, изолированный из иловых отложений, обогащенных данным металлом. С повышением содержания урана в среде подмосковный штамм интенсивно концентрировал этот элемент, в то время как иссыккульский штамм накапливал уран в меньшей степени. При самом высоком содержании урана в среде ($8{,}3 \cdot 10^{-4}$%) подмосковный штамм аккумулировал его в 1,6 раза больше, чем иссыккульский штамм. По-видимому, у иссыккульского штамма Bac. mesentericus существуют механизмы, регулирующие поглощение урана из среды, что заметно на переломах кривой поглощения урана иссыккульским штаммом (в пределах концентрации $5 \cdot 10^{-6}$—$5 \cdot 10^{-5}$%).

Исследования, проведенные с учетом содержания микроэлементов в естественной среде обитания, позволили выявить пороговые концентрации и установить, что между содержанием микроэлементов в среде и в микроорганизмах существует не просто прямая зависимость, а более сложные закономерности, определяемые биологической природой организмов.

У микроорганизмов, обитающих в неодинаковых геохимических усло-



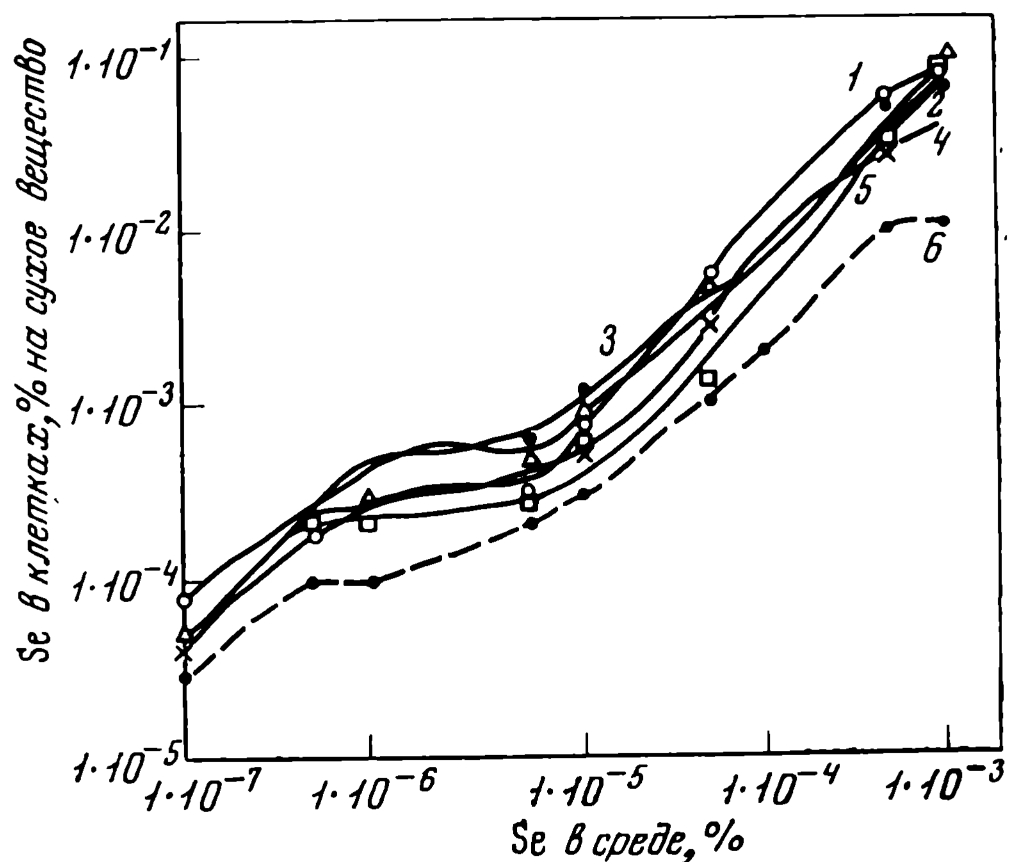


Рис. 40. Накопление селена актиномицетами

1 — Act. griseus 39, изолированный из почвы, бедной селеном (Московская обл.), 2, 3 — соответственно Act. chromogenes 11 и Act. glaucus 18, выделенные из почвы, обогащенной селеном (Тувинская АССР)

Рис. 41. Накопление селена грибами из рода Penicillium

1—5 — соответственно тувинские штаммы 26, 42, 24, 23, 43; 6 — подмосковный штамм 37

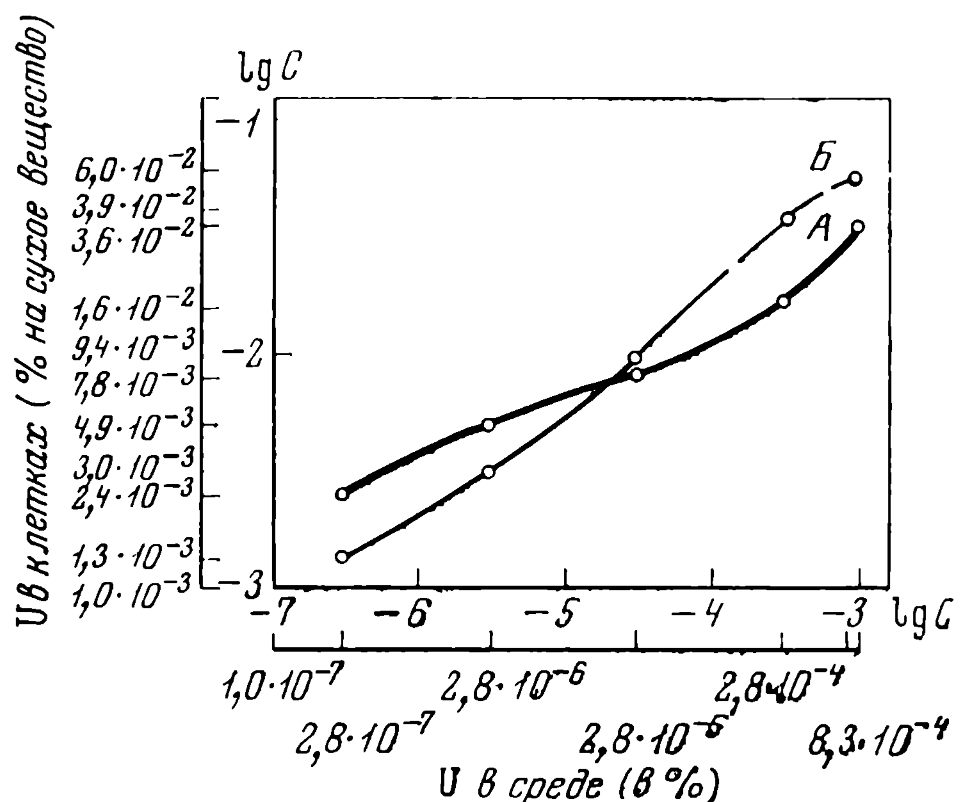


Рис. 42. Накопление урана клетками Bac. mesentericus в зависимости от содержания этого элемента в среде

А — иссыккульский штамм 712; Б — подмосковный штамм 757

виях, пороговые концентрации, выше которых происходит срыв регулирования, различны и определяются видом микроорганизмов и степенью адаптации их к уровню содержания микроэлементов в естественной среде обитания.

По-видимому, ограничение поглощения элементов из среды, т. е. его регулирование, является одним из механизмов адаптации микроорганизмов к избытку тех или других элементов в среде.

Роль микроорганизмов в биогенной миграции химических элементов. Живое вещество количественно характеризуется весом, химическим составом и геохимической энергией, т. е. способностью производить перемещение химических элементов в биосфере — биогенную миграцию (Вернадский, 1926).

Большое значение в перемещении, концентрировании и рассеивании химических элементов принадлежит микроорганизмам ввиду их огромной скорости размножения. По подсчетам В. И. Вернадского (1940), для бактерий скорость «растекания» жизни равна 33100 *см/сек*, приближаясь к скорости звука. В связи с этим изучение роли микроорганизмов в биогенной миграции химических элементов представляет несомненный интерес.

Таблица 20

Роль почвенной микрофлоры в биогенной миграции бора в субрегионах биосферы с различным содержанием этого элемента (расчет на слой почвы 0—20 *см* на площади 1 *га*)

Субрегионы биосферы	Содержание бора в почвах, *кг* на сухое вещество	Весна		
		вес сухой биомассы, *т*	содержание бора в биомассе, *кг*	бор, связанный с биомассой, % от общего содержания в почве
С низким содержанием бора (Ярославская обл.)	60	0,63	0,011	0,018
С высоким содержанием бора (Северо-Западный Казахстан)	700	1,74	0,853	0,12
Эталонная черноземная зона (Курская обл.)	91	1,07	0,032	0,035

Очевидно, роль микроорганизмов в биогенной миграции элементов в основном будет определяться тремя величинами — их биомассой, скоростью размножения и уровнем концентрирования ими элементов.

Наши исследования в области геохимической экологии показали, что характер и размеры биогенной миграции в значительной степени зависят от концентрации химических элементов в среде и от степени приспособления микроорганизмов к геохимическим факторам среды.

На рис. 27 представлены сравнительные данные по биомассе и накоплению урана иссыккульским и подмосковным штаммами Bac. mesentericus. У иссыккульского штамма 704, приспособленного к высокому содержанию урана в илах, накопление урана клетками и рост идут параллельно, т. е. повышаются с увеличением содержания этого элемента в среде. У подмосковного штамма 782 накопление урана клетками возрастает по мере повышения его содержания в среде, в то время как биомасса уменьшается, особенно значительно при $2{,}8 \cdot 10^{-4}\%$.

Таким образом, у адаптированного штамма при высоком содержании урана в среде ($8{,}3 \cdot 10^{-4}\%$) наблюдается максимальное концентрирование урана и максимальное накопление биомассы, в то время как у неадаптированного штамма при высоком концентрировании урана биомасса крайне мала. Очевидно, что приспособленный штамм будет играть более активную роль в биогенной миграции урана, чем неприспособленный.

На рис. 31 показана зависимость азотфиксации, накопления биомассы и концентрирования молибдена от степени приспособленности Azotobacter chroococcum к содержанию молибдена в почвах.

У узбекского штамма Az. chroococcum 16, адаптированного к высоким количествам молибдена, с повышением содержания этого элемента в среде значительно увеличиваются азотфиксация, биомасса, концентрирование молибдена клетками.

Очевидно, его роль в биогенной миграции молибдена и азота будет гораздо бóльшей по сравнению со штаммом 5, адаптированным к низким концентрациям молибдена (рис. 31, А).

Приведенные данные показывают, что приспособленные организмы активно размножаются, накапливают большую биомассу и по выражению В. И. Вернадского быстро «растекаются» в биосфере. Следовательно, они обладают высокой геохимической энергией, которая характеризует размеры биогенной миграции. Роль неприспособленных штаммов будет значительно меньшей.

Лето			Осень		
вес сухой биомассы, *т*	содержание бора в биомассе, *кг*	бор, связанный с биомассой, % от общего содержания в почве	вес сухой биомассы, *т*	содержание бора в биомассе, *кг*	бор, связанный с биомассой, % от общего содержания в почве
0,96	0,016	0,027	4,38	0,075	0,125
0,59	0,289	0,038	0,41	0,206	0,029
3,87	0,116	0,12	3,12	0,094	0,10

Таким образом, биогенную миграцию химических элементов нельзя изучать в отрыве от экологических реакций организмов на геохимические факторы среды.

Важной задачей биогеохимии является определение количеств химических элементов, вовлеченных почвенной и иловой микрофлорой в биогенную миграцию в естественных условиях. Для этого необходимо оценить биомассу микрофлоры в почвах и иловых отложениях с недостатком и избытком тех или других химических элементов. Зная биомассу почвенной и иловой микрофлоры, а также содержание элементов в биомассе, почвах и илах, можно получить сравнительные данные, характеризующие степень участия микроорганизмов в биогенной миграции элементов в различных геохимических условиях.

В настоящее время литературные данные по биомассе почвенной микрофлоры очень немногочисленны и недостаточно надежны (Аристовская, 1969). В связи с этим нами была определена биомасса бактерий в различных типах почв по сезонам: весна (май), лето (июль), осень (октябрь).

В таблицах 20 и 21 представлены данные, иллюстрирующие степень включения бора, молибдена, меди и ванадия в биомассу почвенных бактерий в биогеохимических провинциях с различным содержанием этих элементов. Прежде всего, следует отметить, что сезонные различия в биомассе указывают на сезонные различия в количествах элементов, вовлеченных в биогенную миграцию. В дерново-подзолистых почвах максимальные количества бора, молибдена, меди и ванадия включены в биомассу осенью, в темных сероземах и бурых пустынно-степных почвах — весной, в мощных типичных черноземах — летом и осенью. Дальнейший анализ таблиц показывает, что в биогеохимических провинциях, обогащенных изученными элементами, с почвенной микрофлорой связано больше бора, молибдена, меди и ванадия, чем в обедненных.

Весной в бурых пустынно-степных почвах, богатых бором (Северо-Западный Казахстан), с биомассой связано 0,853 *кг* бора, в дерново-подзолистых почвах (Ярославская обл.) — 0,011 *кг* (в 77,5 раза меньше; расчет сделан на слой почвы 0—20 *см* на площадь 1 *га*). Осенью эти величины равны соответственно 0,206 и 0,075 *кг*. В биогеохимической провинции, обогащенной молибденом, медью и ванадием, весной в биомассу включено в 62—150 раз больше этих элементов (0,075—0,60 *кг*) по сравнению с обедненной провинцией (0,0013—0,004 *кг*), осенью — в 3,2—7,8 раза больше (соответственно 0,029—0,22 и 0,009—0,028 *кг*). В усло-

Таблица 21

Роль почвенной микрофлоры в биогенной миграции молибдена, меди и ванадия в биогеохимических провинциях с различным содержанием этих элементов (расчет на слой почвы 0—20 *см* на площади 1 *га*)

Химический элемент	Биогеохимические провинции	Содержание элементов в почве, *кг* на сухое вещество	Весна		
			вес сухой биомассы, *т*	содержание элемента в биомассе, *кг*	элемент, связанный с биомассой, % от общего содержания в почве
Mo	С низким содержанием молибдена, меди и ванадия (Ярославская обл.)	6,0	0,63	0,0013	0,022
	С высоким содержанием молибдена, меди и ванадия (Узб.ССР)	72	6,21	0,075	0,10
	Эталонная черноземная зона (Курская обл.)	9,8	1,07	0,005	0,051
Cu	С низким содержанием меди, молибдена и ванадия (Ярославская обл.)	48	0,63	0,004	0,008
	С высоким содержанием молибдена, меди и ванадия (Узб.ССР)	270	6,21	0,60	0,22
	Эталонная черноземная зона (Курская обл.)	72,8	1,07	0,019	0,025
V	С низким содержанием ванадия, молибдена и меди (Ярославская обл.)	66	0,63	0,002	0,0033
	С высоким содержанием ванадия, молибдена и меди (Узб.ССР)	840	6,21	0,124	0,015
	Эталонная черноземная зона (Курская обл.)	148,2	1,07	0,005	0,0033

виях различных биогеохимических провинций с почвенными бактериями связано от 0,0013 до 0,853 *кг* бора, молибдена, ванадия и меди, что составляет от 0,0033 до 0,22% от общего содержания этих элементов в почве (6—840 *кг*).

Представленные данные свидетельствуют о том, что биомасса микроорганизмов в почвах различных биогеохимических провинций может изменяться по сезонам и поглощать неодинаковые количества химических элементов.

Однако эти цифры, полученные без учета скорости размножения микроорганизмов и основанные на статическом одномоментном определении биомассы, не отражают действительной роли микроорганизмов в биогенной миграции элементов в биосфере. Они не раскрывают динамики и энергии биогенного обмена элементов — их поглощения организмами, освобождения после отмирания и, может быть, прижизненного выделения. Согласно представлениям В. И. Вернадского (1940) о геохимической энергии, одним из основных факторов, определяющих химическую работу, совершаемую организмами в биосфере, является темп размножения. В результате размножения происходит постоянное создание живого вещества, что обусловливает захват организмами новых количеств химических элементов в биосфере и непрерывный их ток через организмы.

В. И. Вернадский (1940) для расчетов геохимической энергии организмов условно допускал, что размножение организмов идет без препятствий, т. е. тормозящие факторы отсутствуют. Если принять условные

Лето			Осень		
вес сухой биомассы, *т*	содержание элемента в биомассе, *кг*	элемент, связанный с биомассой, % от общего содержания в почве	вес сухой биомассы, *т*	содержание элемента в биомассе, *кг*	элемент, связанный с биомассой, % от общего содержания в почве
0,96	0,002	0,033	4,38	0,009	0,15
2,61	0,031	0,043	2,43	0,029	0,040
3,87	0,017	0,17	3,12	0,013	0,14
0,96	0,006	0,012	4,38	0,028	0,058
2,61	0,25	0,092	2,43	0,22	0,081
3,87	0,069	0,095	3,12	0,056	0,077
0,96	0.003	0,0045	4.38	0,013	0,019
2,61	0,052	0,006	2,43	0,049	0,0058
3,87	0,019	0,013	3,12	0,015	0,011

величины скорости размножения микроорганизмов, как это делал Вернадский (1940), то можно получить ориентировочные сравнительные результаты, которые демонстрируют потенциальную геохимическую энергию организмов. Исходя из таких предпосылок, нами были сделаны расчеты, характеризующие значение микроорганизмов в биогенной миграции некоторых элементов.

В биогеохимической провинции, бедной медью, весной биомасса почвенной микрофлоры в слое почвы глубиной 0—20 *см* площадью 1 *га* составляла 0,63 *т*. При беспрепятственном размножении в благоприятных условиях через 7 *час* она могла бы достичь 10321 *т* и поглотить 65 *кг* меди (при ее содержании в почве 48 *кг*). Следовательно, за срок меньше чем 7 *час*, вся медь, содержащаяся в почве, могла бы пройти через живое вещество микроорганизмов. В биогеохимической провинции, обогащенной медью, в этот же сезон биомасса была равна 6,21 *т*. Через 4,5 *час* она могла бы составить 3179 *т* и пропустить через живое вещество 303 *кг* меди (в почве содержится 270 *кг* этого элемента).

В биогеохимической провинции с низким содержанием молибдена через 6 *час* весенняя биомасса составила бы 2580 *кг* и вовлекла бы в биогенную миграцию почти весь почвенный молибден (5,3 *кг*). В провинции с избытком этого элемента весенняя биомасса через 5 *час* могла бы достичь 6359 *т* и поглотить 76 *кг* молибдена (его содержание в почве — 72 *кг*). Аналогичные данные получены для летнего и осеннего сезонов.

Приведенные расчеты показали, что в условиях различных биогео-

химических провинций все запасы молибдена и меди, содержащиеся в почвах, могли бы пройти через живое вещество микроорганизмов в течение нескольких часов. Эти данные свидетельствуют о том, что учет темпов размножения микроорганизмов позволяет по-новому оценить значение микроорганизмов как большой миграционной силы. Следует подчеркнуть, что такие расчеты являются крайне условными и исходят из допущения беспрепятственного размножения микроорганизмов. Но они хорошо иллюстрируют потенциальную геохимическую энергию микроорганизмов.

Ближайшая задача исследований в этом направлении состоит в получении конкретных данных по геохимической энергии микроорганизмов в определенных почвенно-климатических и геохимических условиях. Для этого необходимо помимо изучения биомассы и химического состава микроорганизмов вести систематические исследования по определению времени генерации микроорганизмов в различных биогеохимических условиях регионов и субрегионов биосферы.

Большой экспериментальный материал, полученный нами при изучении геохимической экологии микроорганизмов, позволяет заключить, что характер и размеры биогенной миграции химических элементов в почвах и иловых отложениях обусловливаются не только уровнем содержания химических элементов в среде, биологической природой микроорганизмов, их видом, но и степенью адаптации к геохимическим факторам среды. Приспособленность микроорганизмов к химическому составу среды определяет основные биогеохимические функции микроорганизмов: накопление биомассы, концентрирование химических элементов клетками, включение элементов в различные соединения, изменение свойств геохимической среды.

Глава 8

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Для нашей планеты характерна не только геохимическая мозаичность, но и мозаичность обмена веществ у живых организмов. В различных геохимических условиях химический состав и обмен веществ у растений и животных, даже у представителей одного вида, могут значительно различаться. Изучение изменчивости биогеохимических пищевых цепей для различных химических элементов позволяет разделить территорию Земли на биогеохимические зоны (регионы биосферы), характеризующиеся содержанием в почвах, водах, организмах определенных химических элементов в определенных пределах концентраций (Ковальский, 1958, 1963). Зоны могут быть разделены на биогеохимические провинции (субрегионы биосферы), в которых комбинируются признаки зон по концентрации химических элементов и их соотношениям. Такие биогеохимические провинции могут быть названы зональными (Виноградов, 1960; Ковальский, 1960а) или зональными субрегионами биосферы (Ковальский, 1969). Деление территории СССР на биогеохимические зоны позволяет классифицировать провинции.

На территориях биогеохимических зон могут находиться отдельные провинции, выходящие за пределы характеристики биогеохимических зон. Это так называемые интерзональные (Виноградов, 1960) или азональные провинции (Ковальский, 1960а) или «азональные субрегионы биосферы»

(Ковальский, 1969). К ним относятся многие провинции с резко избыточным содержанием химических элементов (Cu, Mo, Ni, Co, Pb, Zn и др.), расположенные над породами сильно обогащенными этими элементами.

Особенно часто подобные провинции встречаются в горных зонах, где геохимическая среда разнообразна. Поэтому, можно думать, именно в горных условиях чаще встречаются изменчивые формы растений (физиологическая и морфологическая изменчивость). В горных зонах, как показал Н. И. Вавилов (1957), идет усиленное видообразование у растений. По разнообразию диких и культурных видов пшениц Кавказ занимает первое место на земном шаре; для эволюции пшеницы, ржи, ячменей и других зерновых, бобовых и льна он имеет исключительное значение. Здесь обнаружены эндемичные виды и резкая генетическая дифференциация многих видов, связанная с близостью к основным очагам видообразования данных растений.

В условиях биогеохимических провинций с резко выраженным недостатком или избытком определенных элементов, где особенно сильно проявляется изменчивость обмена веществ у растений, наблюдается обострение естественного отбора, выработка приспособительных изменений обмена веществ, ведущих к сохранению вида, усиление расхождения химических и морфологических признаков и, следовательно, возникновение новых химических разновидностей или форм растений.

Химические и морфологические изменения могут появляться у растений как приспособленных к высоким и низким концентрациям химических элементов в среде, так и у неприспособленных. В природе при естественном расселении растения могут попасть в неблагоприятную обстановку с непривычным для них содержанием химических элементов. Такие растения большей частью оказываются мало приспособленными к новым условиям существования. У значительной части популяции возникают эндемические заболевания, приводящие к гибели организмов, у другой, обычно меньшей части растений, вырабатываются приспособительные изменения обмена веществ и строения, благодаря чему растения выживают. Интересно отметить, что у животных в подобных случаях часто наблюдается обратная зависимость: число приспособленных может значительно превосходить число неприспособленных. Это объясняется тем, что растения непосредственно связаны с почвой, поэтому на них более резко сказывается влияние геохимической среды. Животные связаны с химической средой опосредованно — через растения (корма); поэтому на животных организмах резкое изменение условий обитания сказывается не так сильно, в силу чего эндемические заболевания обычно развиваются у меньшей части животных (Ковальский, 1963).

Постепенно, по мере смены поколений в новых геохимических условиях у растений может наблюдаться наследственное закрепление адаптивных признаков (мутации, отбор). Следовательно, при оценке отношения растений к какому-либо химическому элементу необходимо количественно учитывать, имеем ли мы дело внутри популяции с преобладанием адаптированных форм или форм неприспособленных, неадаптированных, поскольку и в том и в другом случае возможно различное понимание изменений организма.

Фитопатолог, изучающий биогеохимические эндемии растений, является экологом, когда определяет факторы геохимической среды, вызывающие эндемию и ее распространенность в популяциях дикорастущих видов или в агропопуяциях (культурных растениях, монокультурах). Степень поражения растений определенной популяции эндемическим заболеванием характеризует в данном случае степень приспособленности их к геохимическим условиям среды и раскрывает экологическую структуру популяции. Индивидуальность особей вида в популяции имеет важное значение в понимании популяции, как целого. Раскрытие связи между

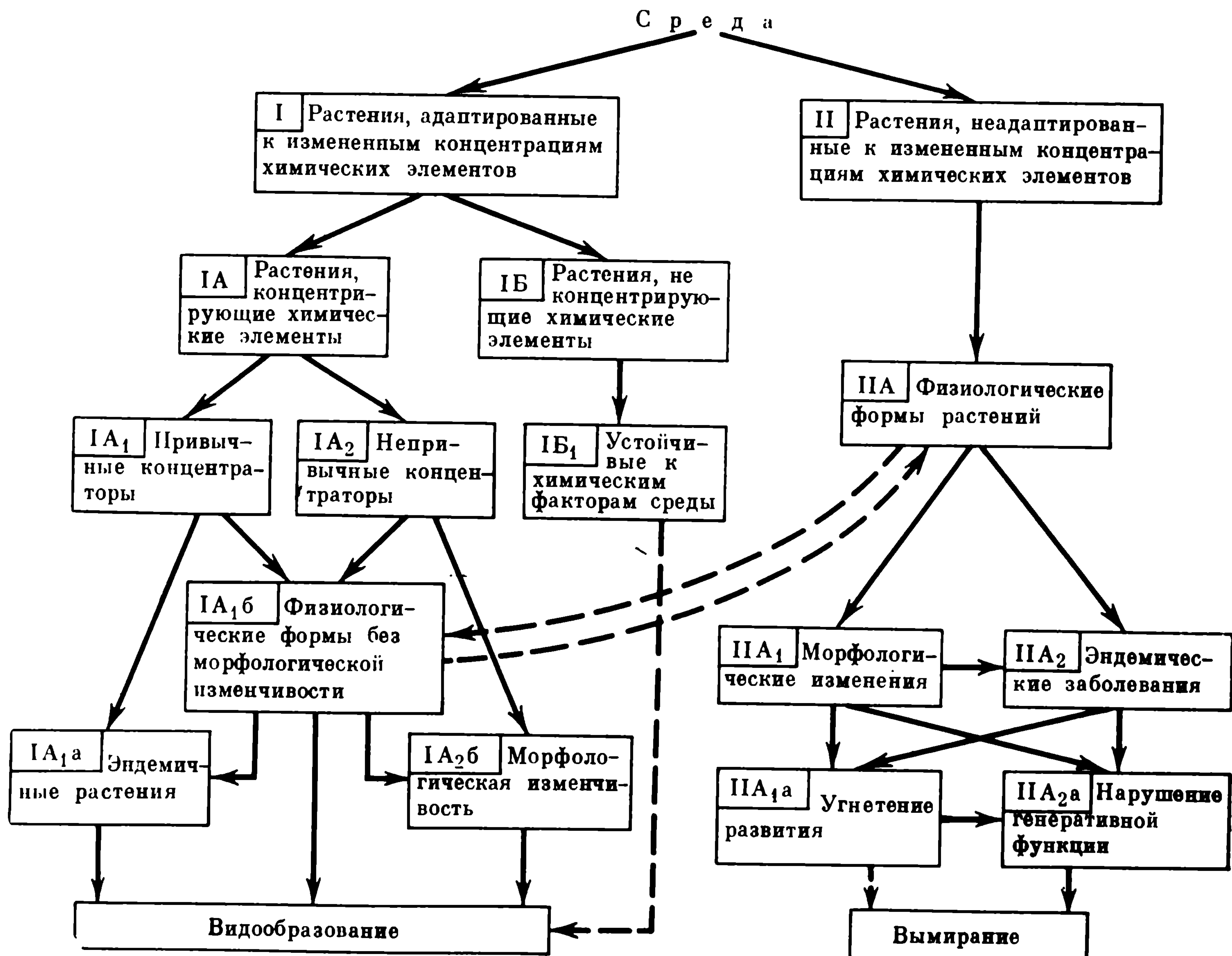


Рис. 43. Реакция организмов растений на содержание химических элементов в среде

морфологическими, физиологическими, экологическими и генетическими свойствами, присущими индивидуумам в пределах популяции — важнейшая проблема экологического понимания генезиса и строения популяции. Эта интереснейшая теоретическая проблема должна быть поставлена как очередная задача изучения популяций организмов, находящихся на различных ступенях онто- или филогенетического развития.

Рассмотрение реакций организмов на содержание химических элементов в геохимической среде целесообразно начать с растений, неадаптированных к измененным концентрациям химических элементов или их соотношениям (рис. 43, II) (Ковальский, Петрушина, 1965). Наиболее часто страдают от нарушения питания макро- и микроэлементами культурные растения. Дикорастущая флора, как правило, оказывается более устойчивой к колебаниям внешней среды, хотя в некоторых случаях, например, при интродукции дикорастущая флора также не составляет исключения.

Растения, страдающие от недостатка или избытка химических элементов в среде, могут давать соответствующие физиологическую и разнообразную морфологическую изменчивость (рис. 43, II А, II $А_1$), у них возникают эндемические заболевания (рис. 43, II $А_2$). К числу наиболее распространенных эндемических заболеваний относятся «розеточная болезнь» листопадных деревьев, связанная с недостатком цинка (Bould, Nicholas и др., 1953; Ciccarone A., 1957); «полегание злаков» (рис. 44, 45) и «болезнь обработки» (рис. 46) вследствие недостатка меди на торфяных почвах Белоруссии (Виноградов, 1940; Ковальский, Масляная, 1964, а, б; Bollard, 1953; Maistre, 1956), такие болезни как «деформация сердечка» цветной капусты при недостатке молибдена (Chandler W. H., Hoagland, Hibbard, 1932), «гниль корня» у сахарной свеклы, капусты, томата в результате недостатка бора (Школьник, Стеклова, 1956; Maqui-



Рис. 44. Эндемическое полегание овса Минский 178 (Гомельская область) при медной недостаточности

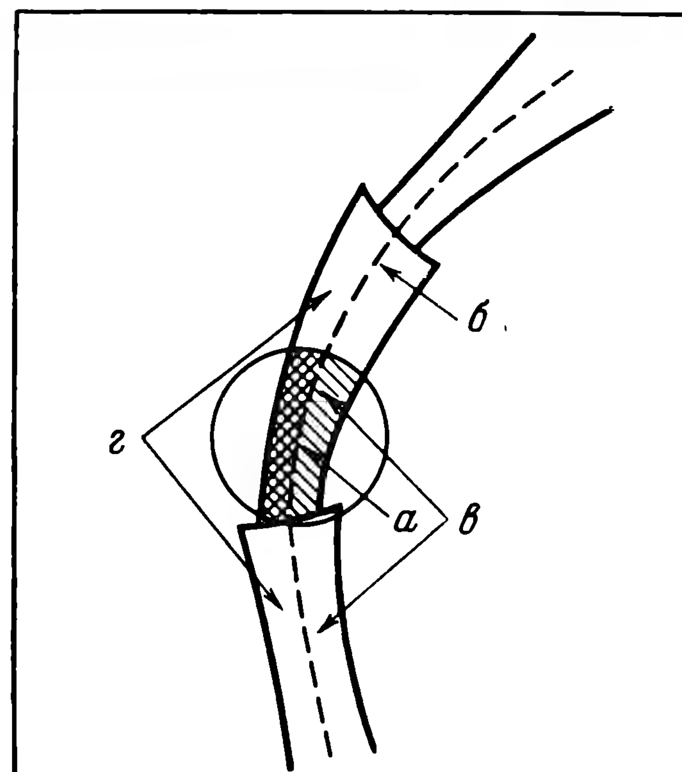


Рис. 45. Схема, показывающая причины эндемического изгиба стебля

а — растущая часть междоузлия; *б* — одеревеневшая часть междоузлия, *в* — вогнутая, затененная часть стебля; *г* — выпуклая, более длительно освещенная часть стебля. При недостатке меди концентрирование ее наблюдается на освещенной стороне стебля, где повышена активность окислительных ферментов, дыхание, рост. Асимметрия обмена веществ приводит к эндемическому изгибу стебля (Ковальский, Масляная, 1964)

nay, Romaut, 1960; Neelkantan, Mehta, 1961), всевозможные нарушения пигментации, связанные с избытком меди (Vergnano, 1958; Kruckeberg, 1954; Stellwaag, 1953) и т. п.

Перечисленные эндемические заболевания специфичны для какого-либо одного элемента, но в ряде случаев одинаковую реакцию у растений могут вызывать различные элементы.

Примером может служить заболевание «суховершинность», возникающее при недостатке железа, меди и избытке меди, бора, а также хлоридов и сульфатов (Bradshaw, 1952; Школьник, Маевская, 1961; Sarosick, 1958; Persson, 1948). Пожалуй, наиболее широко распространенной реакцией растений на необычную геохимическую среду являются хлорозы и некрозы. Можно сказать, что любой химический элемент может вызвать хлороз при условии резко недостаточного или избыточного потребления его растением. Заболевания такого рода описаны в различных странах и подтверждены многочисленными экспериментальными исследованиями (Neelkantan, Mehta B. V., 1961; Agarwala, Kumar, 1962; De Kock, 1956; Baumeister, Burghardt, 1956; Duvigneaud, 1959; Швыряева, Малашкина, 1960). В перечень элементов, вызывающих хлорозы и некрозы, входят: S, Mn, Fe, B, Cu, Ca, Mg, Mo, Zn, Ni, Al, Pb, V, Hg, Cr, Co, K, Na,



Рис. 46. Метелка овса сорта ОСМО — здоровое растение (слева) и пораженное эндемической «болезнью обработки» при медной недостаточности (справа)

Рис. 47. Грудница мохнатая (Lynosiris villosa). Нормальное растение (слева) и измененная форма **(справа)**

Cl и ряд других. При этом некоторые элементы способны вызывать хлороз как при недостатке, так и в избыточном количестве. К числу подобных элементов относятся: S, Mn, Cu, B, Ca, Mo, Zn. Можно предполагать, что хлорозы, вызываемые у различных видов недостатком или избытком тех или других химических элементов, различаются по характеру патогенеза. Эта нерешенная проблема должна привлечь внимание исследователей.

Как уже указывалось, кроме эндемических заболеваний, у неадаптированных растений может возникать разнообразная изменчивость, проявляющаяся в общем угнетенном состоянии организма (рис. 43, II A_1а) и в нарушении генеративной функции (рис. 43, II A_2а), что в конечном итоге приводит к гибели большей части растений. Незначительное количество особей (1—3%) может выживать и в результате постепенного длительного процесса неадаптированные физиологические формы (II А), могут перейти в адаптированные (I A_1б).

Чаще всего распространены явления укорачивания междоузлий и карликовости, в результате замедления, либо полной задержки роста. Эти нарушения обычно не ограничиваются вегетативными органами и затрагивают область воспроизведения, приводя к серьезным нарушениям генеративной функции. Например, при недостатке бора наблюдается массовая гибель бутонов и завязавшихся плодов (у плодовых деревьев, капусты, арахиса), иногда соцветия вообще не образуется (виноград) (Макино, Ито, 1955; Brandenburg, 1953; Woodbridge, 1955). Сходные симптомы возникают у цветной капусты при недостатке молибдена. Обще-

известное явление — невызревание злаков на торфяниках — связано с недостатком меди.

Аналогичным образом действует и избыточное содержание элементов. В Индии описаны случаи стерильности цветков риса при избытке железа (Rune, 1953). В естественной обстановке на Южном Урале у дикорастущих видов грудницы мохнатой (Linosyris villosa) и грудницы татарской (Linosyris tatarica) наблюдается массовое недоразвитие цветков и ненормальное формирование соцветий (рис. 47), связанное с токсическими концентрациями никеля (по Д. П. Малюге). Подобным же образом действуют радиоактивные элементы.

Эндемические заболевания полностью предупреждаются и излечиваются лишь введением или устранением избытка соответствующих химических элементов. Однако не всегда избыточные концентрации элемента вызывают токсикозы у растений. Некоторые виды оказываются хорошо приспособленными к перенесению высоких концентраций элементов (рис. 43, I). В число адаптированных форм входят прежде всего растения, длительно произрастающие в данной местности, которые в результате естественного отбора приобретают устойчивость к неблагоприятным условиям обитания. В основном это дикорастущая флора и те культурные растения, которые издавна возделываются в данном районе.

Способность накапливать химические элементы у адаптированных форм выражена в различной степени. Поэтому среди адаптированных растений мы выделяем группу организмов, концентрирующих химические элементы в значительном количестве (рис. 43, I A), и группу организмов, не концентрирующих химические элементы (рис. 43, I Б), подразумевая в последнем случае не отсутствие всякого накопления, а минимальное извлечение из почвы (породы) данного элемента.

Растения могут не накапливать элемент в больших количествах в силу своей физиологической природы, т. е. оказываться индифферентными, несмотря на присутствие или даже избыток его в среде. Примером могут служить злаки, не концентрирующие многие химические элементы. Так, на почвах, обогащенных бором (Северо-Западный Казахстан) злаки выделяются среди всей травянистой растительности крайне низким содержанием бора, на целый порядок ниже, чем в почве и окружающей травянистой растительности (Ковальский, Ананичев, Шахова, 1965). Аналогичные результаты получены нами для злаков по их отношению к молибдену, никелю и кобальту. Кроме злаков, индифферентность к молибдену показывает древесная и кустарниковая растительность (Южная Армения): дуб (Quercus marcanthera), граб (Carpinus betulus), калина (Viburnum lantana) (рис. 43, I $Б_1$).

Подобные формы приспособлений возникают в результате отбора на основе физиологической изменчивости растений. Растения этой группы устойчивы к химическим факторам среды и обычно не подвергаются специфичным морфологическим изменениям.

В большинстве случаев адаптированные формы являются хорошими концентраторами химических элементов (рис. 43, I A). Механизм концентрирования — довольно сложный процесс, связанный с перестройкой обмена веществ. Следует также иметь в виду, что растения могут находиться на различных этапах адаптации.

Растения, концентрирующие химические элементы, можно подразделить на две группы: привычных или типичных концентраторов (рис. 43, I A_1) и непривычных концентраторов (рис. 43, I A_2).

Растения привычные (типичные) концентраторы, как правило, всегда извлекают значительные количества химического элемента из среды, даже при условии среднего, нормального содержания его в почве. Это связано с тем, что у растений уже выработался особый обмен веществ, который зависит от среды обитания, от содержания в ней химических элементов. Вероятно, типичные концентраторы возникли в условиях обогащения сре-

ды химическими элементами (Виноградов, 1963). Специфика концентрирования у некоторых растений бывает настолько прочно связана с обменом веществ, что при отсутствии необходимого элемента нарушается жизнедеятельность организма. Классическим примером может служить обыкновенное растеньице наших водоемов — ряска, накапливающая в организме десятые доли процента Cl (Вернадский, Виноградов, 1931; Martin, Lavollay, 1959). При отсутствии в воде следов хлора растение испытывает сильное угнетение, причем попытки заменить хлор-ион на ион йода не дают желаемого результата и растение в конечном счете погибает (Murtrey, 1956).

К растениям — непривычным концентраторам — относится большинство обычных растений местной флоры с весьма широкой амплитудой выносливости к химическим элементам. Растения могут произрастать как при повышенных концентрациях элементов в почве, так и при нормальном, среднем, их содержании. Процессы концентрирования очень неустойчивы, лабильны, зависят от содержания и формы нахождения элемента в почве. Поэтому в нормальных условиях, из необогащенной почвы растения не извлекают больших количеств элемента. Поступление химических элементов в растения зависит от уровня содержания их в почве. При расселении в зоны, более обогащенные химическими элементами, непривычные растения-концентраторы накапливают значительные количества химических элементов, приближаясь по степени накопления к привычным (типичным) концентраторам.

У адаптированных растений, концентрирующих химические элементы, могут возникать различные реакции организма в ответ на необычное содержание химических элементов в среде обитания. Привычные концентраторы могут образовать эндемичные виды (рис. 43, I A_1а) и физиологические формы (рис. 43, I A_1б), без видимых морфологических изменений. Непривычные концентраторы, с одной стороны, также могут дать физиологические формы, аналогичные привычным концентраторам, с другой стороны — в этой группе наблюдается разнообразная морфологическая изменчивость (рис. 43, IA_2б). Таким образом, у адаптированных форм, концентрирующих химические элементы, возможны следующие реакции организмов: физиологические формы внутри вида, не изменяющиеся морфологически, морфологическая изменчивость видов и эндемичные виды, связанные с определенными химическими элементами. Остановимся подробнее на перечисленных реакциях организмов.

Морфологическая изменчивость (рис. 43, I A_2б). Разнообразная морфологическая изменчивость возможна в процессе приспособления не только у различных видов растений, но также в пределах индивидуумов популяций одного вида. Такая изменчивость обычно наблюдается среди непривычных концентраторов и внешне напоминает изменчивость неадаптированных форм растений. Существенным отличием здесь является то, что у растений-непривычных концентраторов функция воспроизведения не нарушается и остается вполне жизнеспособное потомство. Примерами морфологической изменчивости такого рода могут служить, наблюдавшиеся в Южной Армении на каштановых почвах полиморфизм цветков мака (рассечение лепестков венчика и махровость у Papaver macrostomum под влиянием свинца цинка (рис. 48, I и II), махровость Papaver orientale и нарушения пигментации Papaver commutatum под влиянием молибдена) (Малюга, Малашкина, Макарова, 1959); в Польше и Италии — карликовость ряда дикорастущих растений на почвах, обогащенных хромом (Senecio, Centaurea, Euphorbia; Sarosick, 1962; Whitakker, 1954); на Южном Урале на светло-каштановых почвах и в Италии на офиолитах — редукция частей околоцветника у Pulsatilla patens (рис. 49), разнообразная пигментация листьев (синеватость, усиление зеленой окраски) под влиянием избытка никеля (Сторожева, 1954; Ponnamperuma, Bradfield, Peech, 1955).

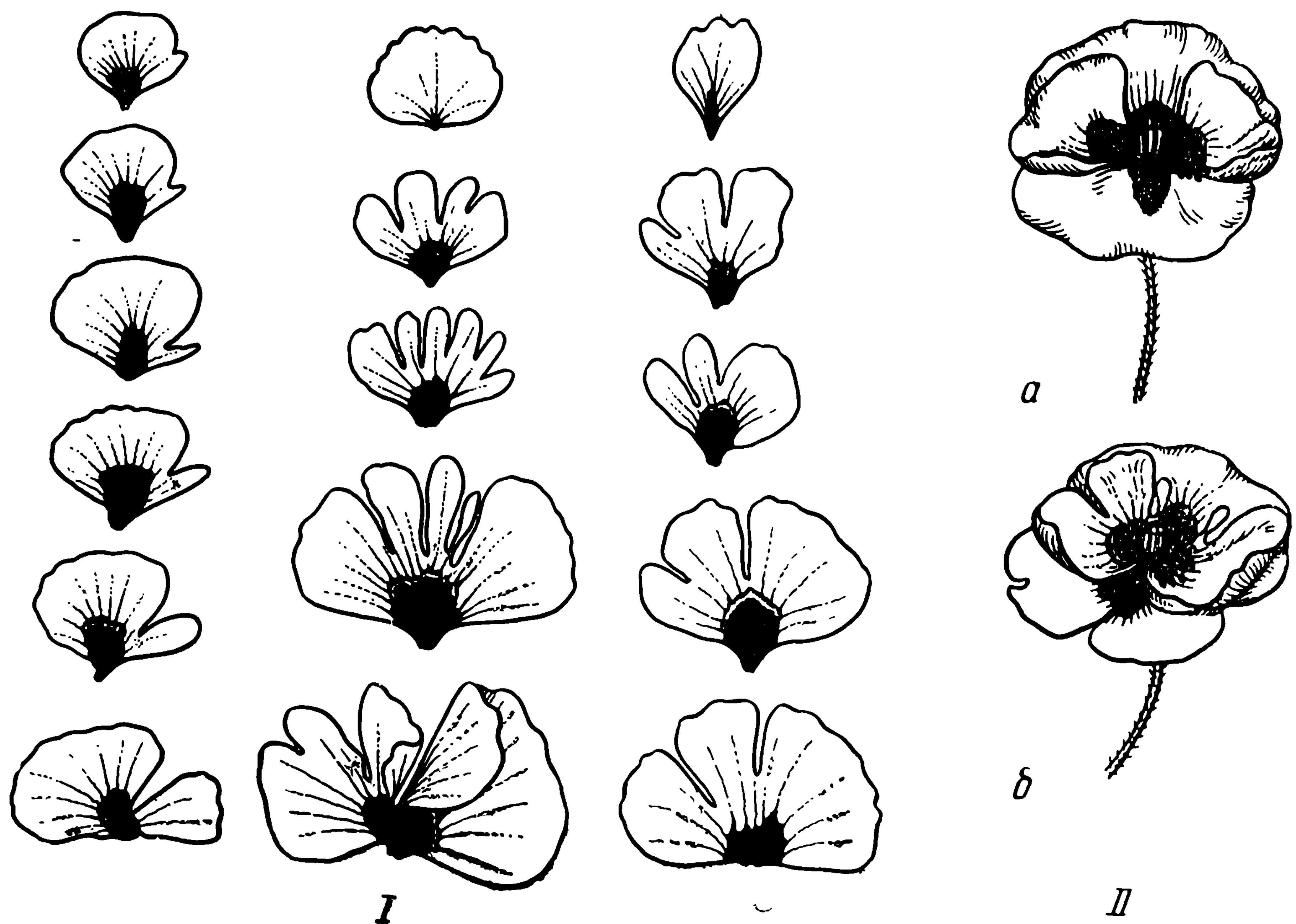


Рис. 48. Мак крупнокоробчатый (Papaver macrostomum) с рассеченными лепестками (I) и махровый (II) из цинково-свинцовой провинции Армении (по Н. С. Петруниной)



Рис. 49. Сон-трава (Pulsatilla patens). Нормальное растение (слева) и формы с полной редукцией околоцветника (справа)

Заслуживают также внимания экспериментальные данные. Базилевская установила, что для эшольции, не являющейся привычным концентратором, наблюдается разнообразная изменчивость окраски цветка под влиянием ряда элементов: ртути, цинка, калия, бария, меди, марганца и йода (Базилевская, Сибирцева, 1950). Интересные данные получены в опытах с Erianthus — растением из сем. лютиковых. При искусственном добавлении в питательную среду лития у растений, отно-

сящихся к группе двудольных, развивались все виды переходов от двусемядольных зародышей к односемядольным в зависимости от концентрации лития (Hunter, Vergnano, 1953).

Эндемизм (рис. 43, I A_1a). В природных условиях, например, при заселении почв, обогащенных определенными химическими элементами, а также стойкое повторение приобретенного признака или ряда признаков морфологической изменчивости может привести к эндемизму, т. е. обособлению растений-концентраторов в виде новых разновидностей и даже видов с узколокализованным ареалом распространения. В этих случаях важно исследовать экологическую и генетическую структуру популяции. Примерами эндемических растений-концентраторов являются растения, описанные Дювинью — кобальтофиты из Катанги (Crotalaria cobalticola D. et P.; Silene cobalticola D. et P.), произрастающие только в тех районах, где почвы обогащены кобальтом. Там же, в Катанге, на медных отвалах обычны Cyanotis cupricola и Sopubia metallorum, нигде более не встречаемые, описанные как новые виды (Gams, Morton, 1925). У нас в СССР для медных месторождений Алтая характерен качим (Gypsophilla patrinii) (Несветайлова, 1955). В Швеции известны «медные мхи» — Dryoptodon atratus и Mielichnoferia mielichnoferiana, распространенные на сильно кислых почвах, содержащих медь в количестве в 100 раз больше нормы (Pichi-Sermolli, 1948; Haccius, 1956).

Некоторые виды отличаются большим постоянством в отношении субстрата, составляя специфичную металлофитную флору. Такова оловянная флора (Trientalis europaea, Gnaphallium suaveolens, G. qualea, Sempervivum soboliferum), распространенная на выходах оловянных пород в ФРГ, Бразилии (Schwickerath, 1931); квасцовая флора, приуроченная к латеритным почвам, обогащенным алюминием. Сюда относятся семейства Theaceae, Euphorbiaceae, Caryophyllaceae. Эта флора распространена в тропиках и субтропиках, где в почве много свободного алюминия. Виды указанных семейств исключительно богаты алюминием, даже на почвах с обычным содержанием алюминия они концентрируют его больше остальных. Кроме указанных семейств к «квасцовой» флоре относятся Lycopodiaceae, концентрирующие до 70% алюминия в золе, некоторые Ericaceae, Proteaceae, Diapensiaceae, Melostomaceae (Виноградов, 1949).

На почвах, обогащенных цинком, развивается так называемая «галмейная флора» определенного видового состава: Viola Lutea, var. calaminaria, Thlaspi calaminare, Alsine verna, v. calaminare, Armeria halleri, Festuca ovina, v. calaminaria, Minuartia verna v. calaminaria. Данная флора характерна для галмейных почв средней и южной частей Европы: Италии, Франции, Голландии, Бельгии, Австрии, Сардинии (Виноградов, 1954; Smith, Specht, 1953). Кроме того, есть указание о распространении этой флоры в США. Галмейные группировки характерны не только по своему видовому составу, но и по специфическому облику: ксероморфизм, низкорослость, более сильное развитие подземных частей сравнительно с надземными, длительный период цветения, высокое содержание цинка (некоторые виды выдерживают содержание в почве цинка, до 150 раз превышающее обычное его содержание; см. Martin, Lavollay, 1958).

Хорошо известна меловая флора, насчитывающая десятки эндемичных видов из разных семейств: Anabasis cretacea, Hyssopus cretaceus, H. officinalis, Jurinea cretacea, Medicago cretacea, Festuca cretacea, Linaria cretacea, Gypsophilla altissima, Thymus cretaceus, Asperula cretacea.

Чаще всего металлофитная флора связана не с каким-либо одним элементом, а характеризует породу в целом. Например, к гранитам на р. Кальмиус (Украина) приурочены: Thymus graniticus, Cytisus graniticus (Пояркова, 1961).

В литературе приводятся многочисленные примеры относительно особенностей видового состава флоры серпентинитов. Эти породы и почвы, развитые на них, бедны кальцием и другими макроэлементами и значи-

тельно обогащены тяжелыми металлами: хромом, никелем, кобальтом и медью. Отмечается приуроченность к серпентинитам древесных растений — Pinus monticola, P. densiflora, Rhododendron occidenttale и ряда травянистых видов: Asplenium adulterinum, A. serpentini, Alyssum argenteum, Dianthus tennuifolius, Armeria elongata, Silene bosniaca, Minuartia verna v. hercynica (Russo, Raciti, 1956; Алексеева-Попова, 1969). Здесь особого внимания заслуживает Alyssum argenteum, отличающийся большим постоянством в отношении накопления никеля (Whitakker, 1954; Доксопуло, 1961). По нашим исследованиям, кроме указанного вида аналогичной способностью обладают Alyssum biovulatum (Тува) и Alyssum tortuosum (Южный Урал). Следует заметить, что все три вида родственны между собой и объединяются в секцию Odontharena. Остальные виды серпентинитовой флоры не отличаются такой строгой избирательностью к определенному элементу, отражая комплекс элементов, составляющих породу. Поэтому нередко один и тот же вид можно встретить в составе различных металлофитных флор. Например, общими видами для полиметаллических пород, содержащих свинец, цинк, медь, а также для серпентинитов, обогащенных хромом и никелем, являются Amorpha canescens, Armeria halleri, Alsine verna, Minuartia verna v. hercynica, Plantago Lanceolata, Armeria elongata, которые отдельно могут входить в состав медной, свинцовой, хромитовой, никелевой и даже галмейной флоры.

Очевидно, по своему составу металлофитная флора может состоять из экологически разнородных видов. Растения, связанные с определенным элементом, очевидно составят группу строгих эндемиков. Те виды, которые связаны с несколькими элементами, вероятно, следует отнести к факультативным эндемикам, ибо они способны произрастать на субстратах, обогащенных различными элементами, притом в неодинаковой степени. Например, Plantago lanceolata вообще имеет широкий ареал распространения, встречаясь на необогащенных почвах.

Физиологические формы (рис. 43, I A_1, б). Растения, концентрирующие химические элементы, могут внешне оставаться неизменными, сохраняя типичные черты данного вида. Такие организмы растений со специфическим обменом веществ, вероятно, составляют особые физиологические формы данного вида. Существование подобных физиологических форм в природе подтверждают следующие примеры.

В Калифорнии были собраны семена нескольких видов растений, встречающихся как на серпентинитовых почвах, так и вне их, в серпентинитовую почву были высеяны семена «несерпентинитовых» растений, они не могли нормально развиваться на серпентинитовой почве и требовали значительной добавки кальция. Внесение удобрения NPK оказало эффективность лишь на «серпентинитовые» растения (La — K. N. Subba-Rao, 1953). Брэдшоу наблюдал на галените (минерал, содержащий свинец) массовое развитие полевицы — Agrostis tennis, которая прекрасно развивалась и не давала морфологических уклонений. Тот же вид, выросший вне рудного поля, будучи высажен на рудном участке погиб, оказавшись неприспособленным к высоким концентрациям свинца. С другой стороны, «рудный» экземпляр Agrostis tennis, перенесенный на обычную почву, не мог хорошо развиваться без достаточных количеств свинца и испытывал угнетение (Branas, Bernon, 1956).

Соответственно этому потребность в элементе и оптимальные концентрации его для нормальных особей данного вида и физиологической формы его будут различными. Очевидно, в этих случаях в пределах одной популяции выявляются особи с различной пороговой чувствительностью к определенным концентрациям химических элементов. Такая экологическая и, возможно, генетическая гетерогенность популяции характеризует виды в условиях различной геохимической среды. Об этом достаточно убедительно свидетельствует опыт Баумейстера с садовой (обычной) и галмейной формами Silene inflata. При искусственном до-

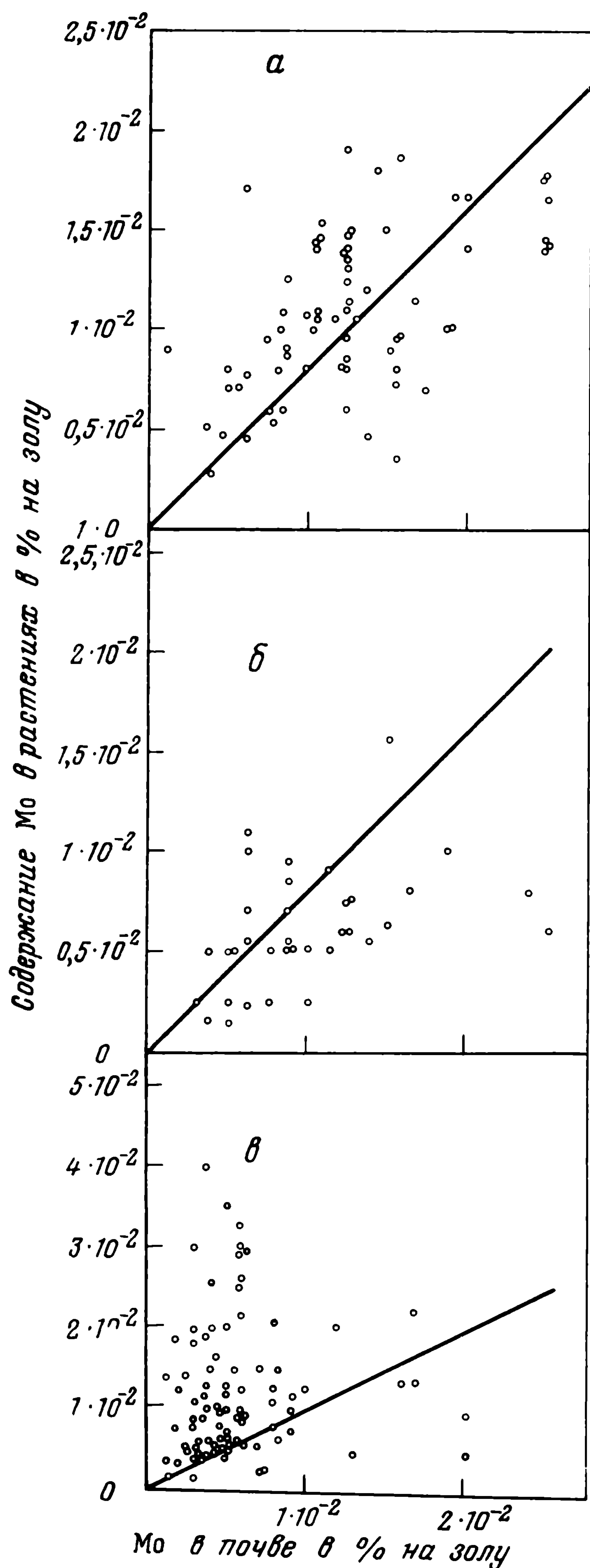


Рис. 50. Концентрирование молибдена растениями молибденовой биогеохимической провинции

1 — тимьян кочи (Thymus Kotschyanus); *2* — ромашка девичья (Pyrethrum parthenifolium); *3* — зверобой продырявленный (Hypericum perforatum)

бавлении цинка в питательную среду, на которой развивались растения, концентрация в 100 *мг/л* оказалась токсичной для обычной формы, в то время как галмейная форма не испытывала угнетения. Оптимальная концентрация цинка для обычной формы лежала в пределах 10 *мг/л*, тогда как для галмейной формы она была значительно выше, составляя 50 *мг/л* (Benzian, Warren, 1956). Аналогичное явление изучено у микроорганизмов (Ковальский, Летунова, 1964).

Образованием физиологических форм вполне объяснимо присутствие некоторых, на первый взгляд, обычных видов в составе «металлофитных» флор. Внешне не отличаясь от типичных особей данного вида, «металлофитные» формы способны без ущерба для собственного развития накапливать значительные количества элемента.

В качестве примера можно привести накопление молибдена травянистой растительностью молибденовой биогеохимической провинции Армении.

На рис. 50 точками отмечены концентрации молибдена в отдельных экземплярах одного вида растений в зависимости от содержания этого элемента в почве[1]. Для наглядности из места пересечения координат проведен дополнительный вектор-прямая, показывающая возрастание концентрации молибдена в почве по отдельным местам взятия проб растений. Точки, расположенные выше векторной прямой, указывают, что растения концентрируют химический элемент больше его содержания в почве; точки, лежащие ниже векторной прямой, показывают обратную зависимость. Как видно на рис. 50, *а* у тимьяна кочи (Thymus kotschyanus), являющегося непривычным концентратором, хорошо прослеживаются две группы растений, которые характеризуют внутрипопуляционную изменчивость вида. Одна из групп (35%) не извлекает больших количеств молибдена из почвы и обладает отрицательным градиентом накопления, другая группа (57%) концентрирует молибден в значительных количествах по сравнению с почвой и характеризуется

[1] Тип почвы и другие физико-географические условия остаются постоянными, изменяется лишь концентрация элемента, связанная с глубиной залегания рудного тела.

положительным градиентом накопления элемента. Обе группы представляют собой самостоятельные физиологические формы Thymus kotschyanus. Морфологически эти группы неразличимы. Так как содержание молибдена в растениях увеличивается соответственно содержанию его в почве, эти физиологические формы можно рассматривать как экологические, хотя в основе их различий наблюдаются положительный и отрицательный градиент накопления. В растениях третьей группы (8%) содержание молибдена такое же, как в почве.

На основании изучения огромного фактического материала за ряд лет, полученного при изучении биогеохимических провинций различных областей Союза, можно заключить, что физиологические формы существуют у любого растения — концентратора, но выражены они в различной степени.

Среди растений-непривычных концентраторов молибдена разные виды отличаются различной внутрипопуляционной изменчивостью. Так, у щавеля (Rumex acetosa), произрастающего на почве, обогащенной молибденом, 65% растений накапливают его меньше, чем почва; 28% растений концентрируют больше, чем почва, и 7% — показывают одинаковое содержание с почвой. Подобное явление наблюдается у ромашки (Pyrethrum parthenifolium), обитающей в тех же условиях. Растения, концентрирующие молибден меньше, чем почва, составляют 63%; накапливающие больше, чем почва,— 29%; одинаковое содержание с почвой отмечается для 8% (рис. 50, *б*).

Другие виды растений непривычных концентраторов того же местообитания показывают значительное накопление молибдена по сравнению с почвой, приближаясь в этом отношении к привычным (типичным) концентраторам. Такими растениями являются норичники (Scrophularia variegata, S. grossheimii) и зверобой (Hypericum perforatum). Тимьян кочи по степени концентрирования молибдена занимает промежуточное положение, как следует из приведенных ниже данных:

Процентное соотношение у растений, концентрирующих молибден:

Относительное количество Mo в растениях по сравнению с почвой	Thymus kotschyanus	Hypericum perforatum
Одинаково с почвой	9,6	16,5
Меньше, чем в почве	32,4	12,0
Больше, чем в почве	58,0	71,5

У этих растений очень слабо выражено увеличение концентрации молибдена в соответствии с его содержанием в почве (экологические формы). У большинства растений наблюдается значительное концентрирование молибдена при небольших изменениях его содержания в почве. Очевидно, в данном случае физиологические признаки приобретают значение систематических, образуются физиологические разновидности.

Привычные растения — концентраторы молибдена отличаются значительным накоплением этого элемента. У сем. Leguminosae степень концентрации достигает своего максимума. Все виды бобовых отличаются этой способностью: 86—90% растений концентрирует молибдена больше, чем почва,— и только 10—14% экземпляров показывают примерно одинаковое содержание этого элемента по сравнению с почвой. Это связано с тем, что молибден стал необходимым элементом для нормальной жизнедеятельности бобовых растений, стал неразрывным звеном в системе обмена вещества целого семейства Leguminosae. Однако внутри вида отдельные особи отличаются большей концентрирующей способностью, другие меньшей, т. е. у растений привычных концентраторов также могут возникать физиологические формы (рис. 51), имеющие значение физиологических разновидностей.

Растения стронциево-кальциевых провинций Таджикистана можно отнести к адаптированным привычным или непривычным концентраторам,

которые накапливают значительные количества стронция и кальция, ввиду обогащения этими элементами почв и подстилающих почву пород. Внутри вида растения под влиянием геохимических факторов среды — избыточного содержания в окружающей среде химических элементов (кальций, стронций) — могут образовать различные физиологические формы, без видимых морфологических изменений.

На примере верблюжьей колючки можно видеть, что основная группа популяции растений Alhagi Kirghisorum (96,8%) обладает положительным градиентом накопления стронция по отношению содержания его в почве (точки, расположенные выше векторной линии, проведенной из начала координат), другая меньшая (3,2%) — отрицательным. У основной

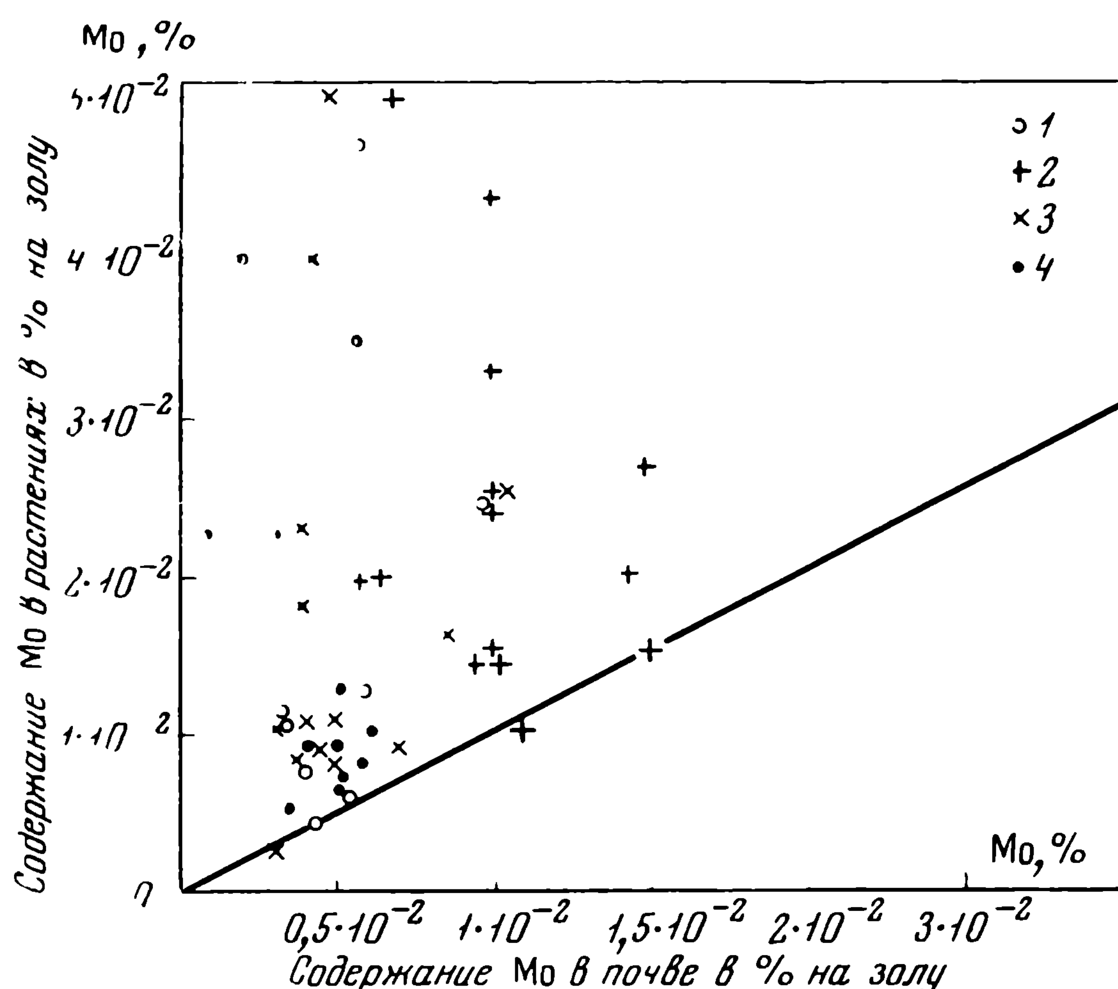


Рис. 51. Концентрирование молибдена различными видами семейства бобовых в молибденовой биогеохимической провинции

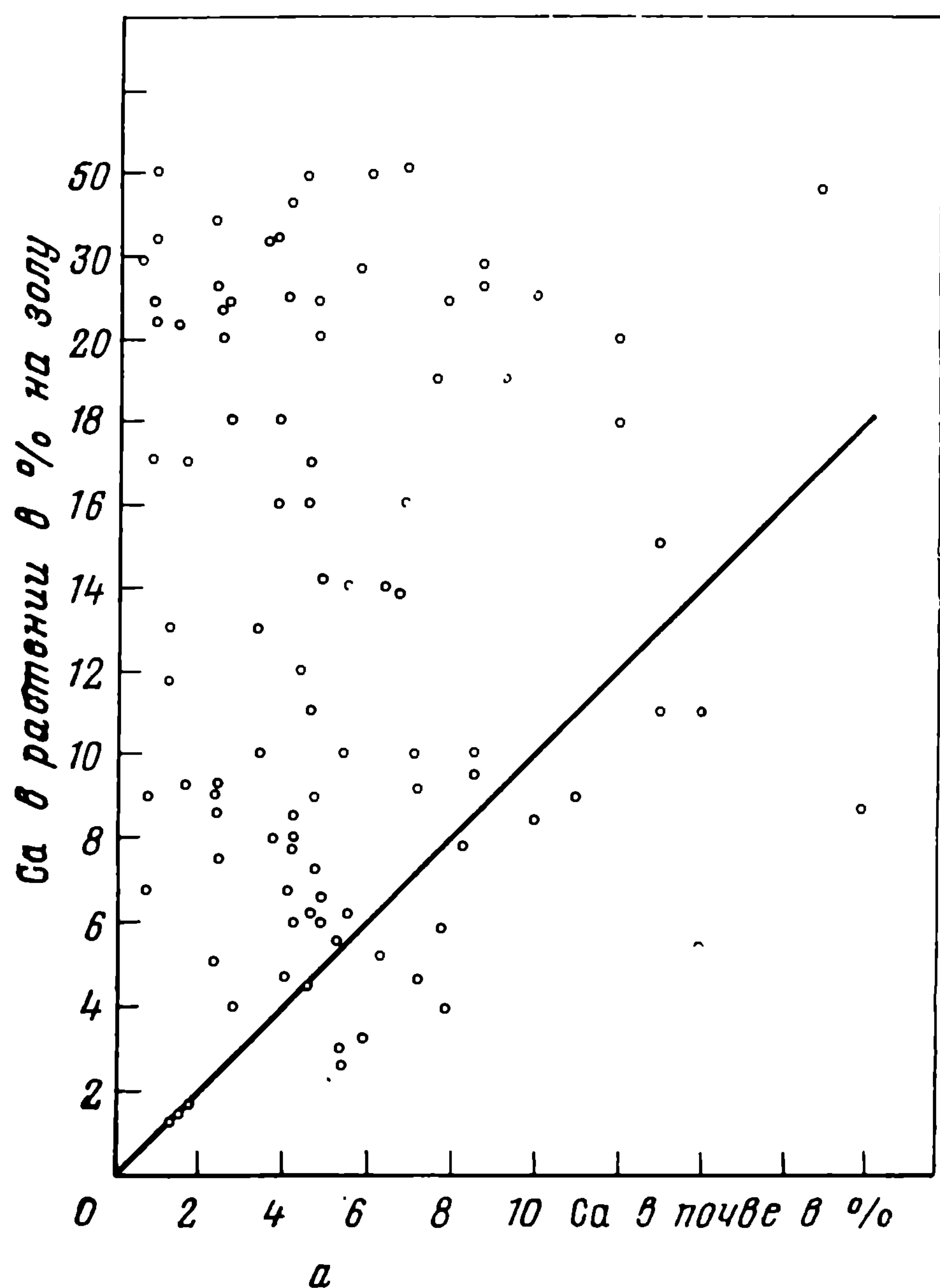
1 — чина киноварная (Lathyrus miniatus); *2* — астрогал золотистый (Astragalus aureus); *3* — клевер сомнительный (Trifolium ambiguum); *4* — горошек горный (Vicia alpestre)

массы растений верблюжьей колючки наблюдаются различные степени накопления стронция (от 0,07 до 0,9% на золу) при малом изменении содержания стронция в почве (от 0,04 до 0,15%). Следовательно, большая часть растений верблюжьей колючки является привычными концентраторами, активно накапливающими стронций, и можно считать, что со стронцием у этого вида растений связана его видовая специфичность и значительная внутрипопуляционная изменчивость способности концентрировать стронций. При накоплении стронция до концентрации 0,8% (на золу) небольшое число растений все же стронций не накапливают.

По способности концентрировать кальций в условиях стронциево-кальциевой провинции Таджикской ССР различаются две формы растений — накапливающие (81%) и ненакапливающие (19%) — и для тех и других наблюдается экологическая зависимость, когда содержание кальция в растении увеличивается в определенной степени соответственно содержанию его в почве. Внутри популяции верблюжьей колючки есть и такие ее формы, которые накапливают кальций в различных и высоких концентрациях при малых изменениях содержания его в почве (рис. 52, *а*).

На примере Cynodon dactilon (53, *а*, *б*) видно, что хотя этот вид относится к злаковым, но тем не менее в определенных условиях он способен накапливать стронций даже до 2% на золу.

Установлено, что 83% растений имеет положительный градиент накопления стронция, 17% — отрицательный. Внутрипопуляционная изменчивость способности накапливать стронций характеризуется незначительным разбросом. Если способность накопления растением стронция признак видовой, то при накоплении до 1,3% (на золу) он показывает и экологическую зависимость от содержания стронция в почве. По содержанию кальция имеются формы растений как с положительным градиен-



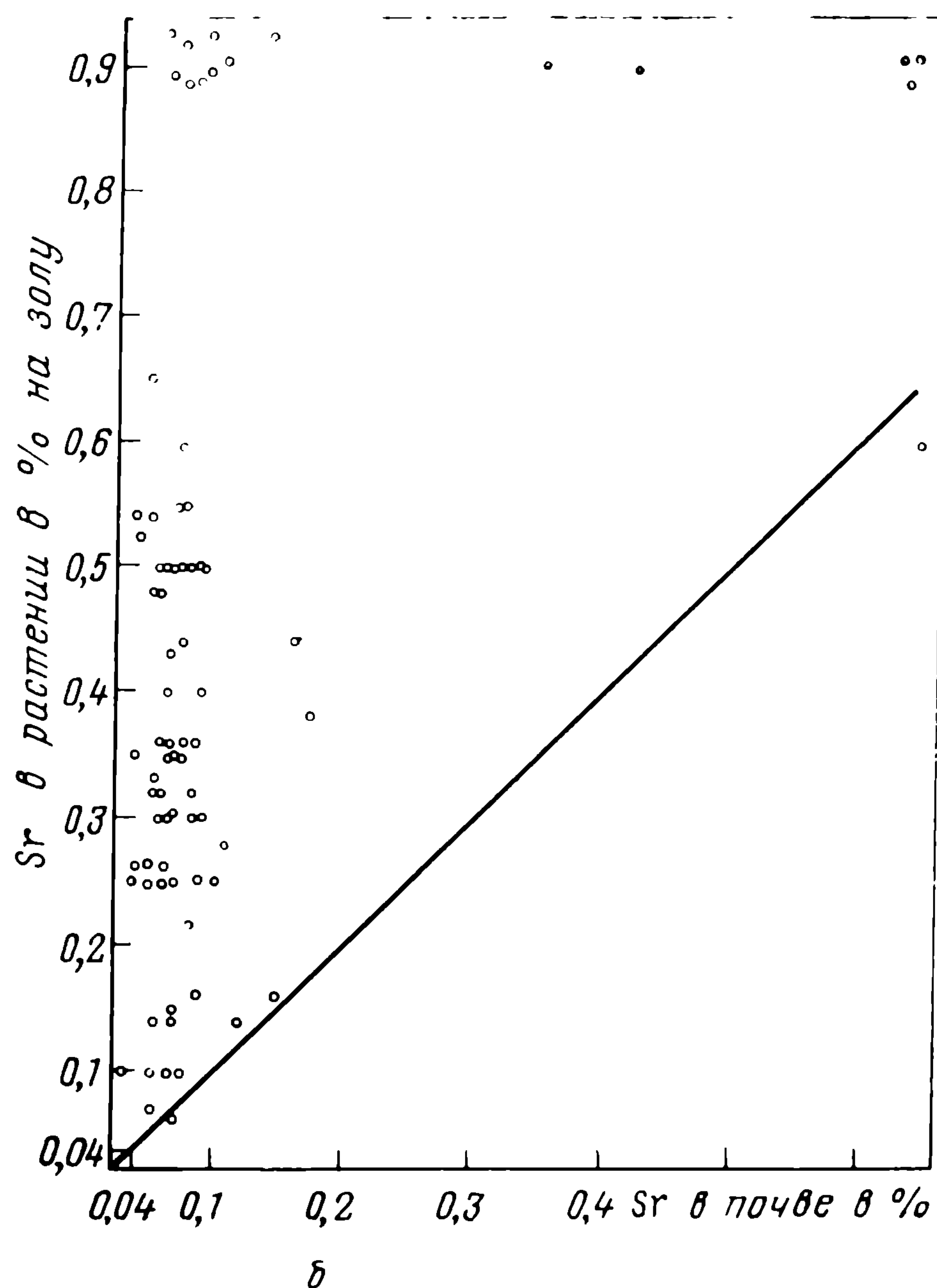
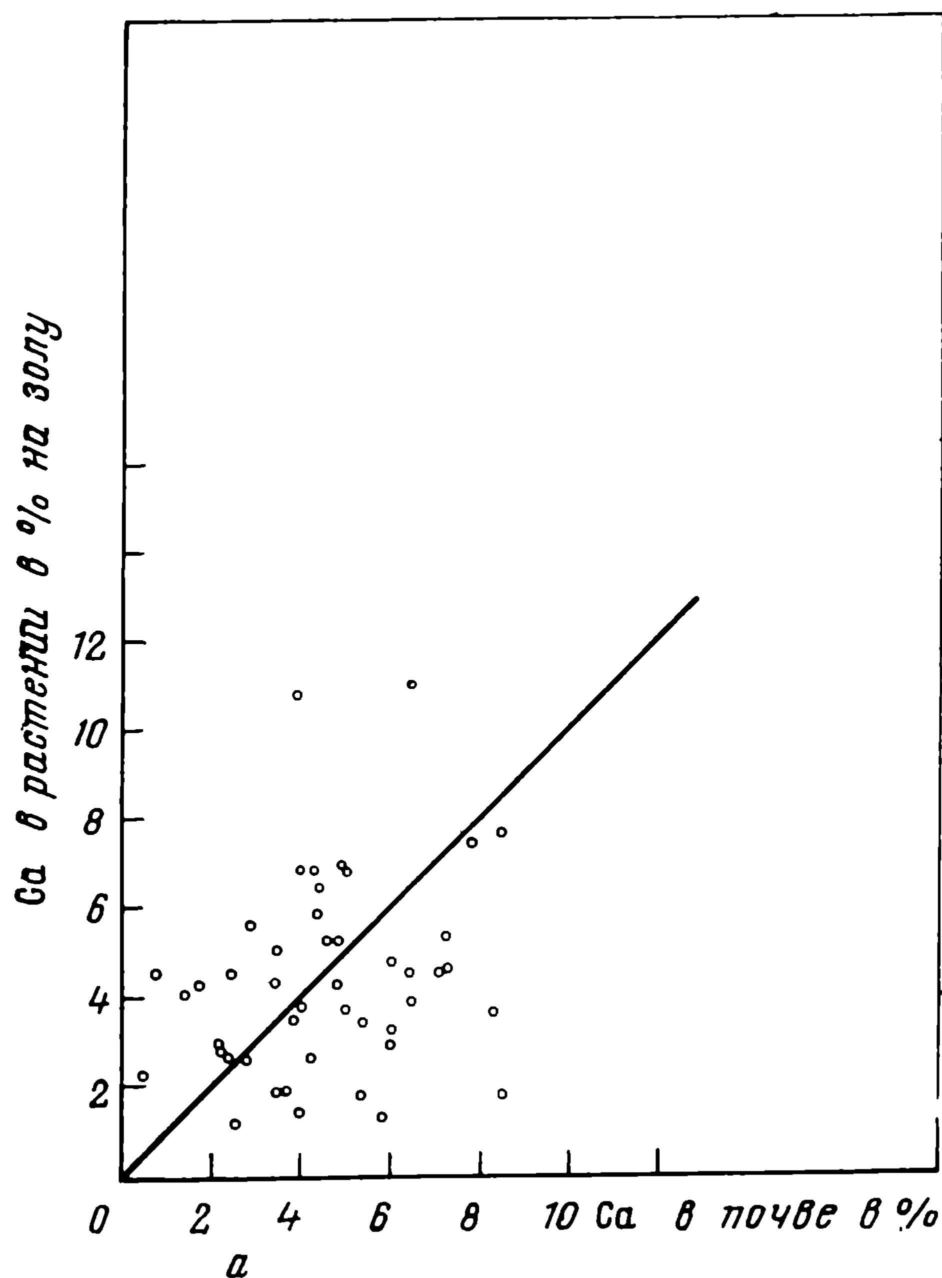


Рис. 52. Зависимость содержания кальция (*а*) и стронция (*б*) в растениях Alhagi Kirghisorum от содержания их в почве (в % на золу)



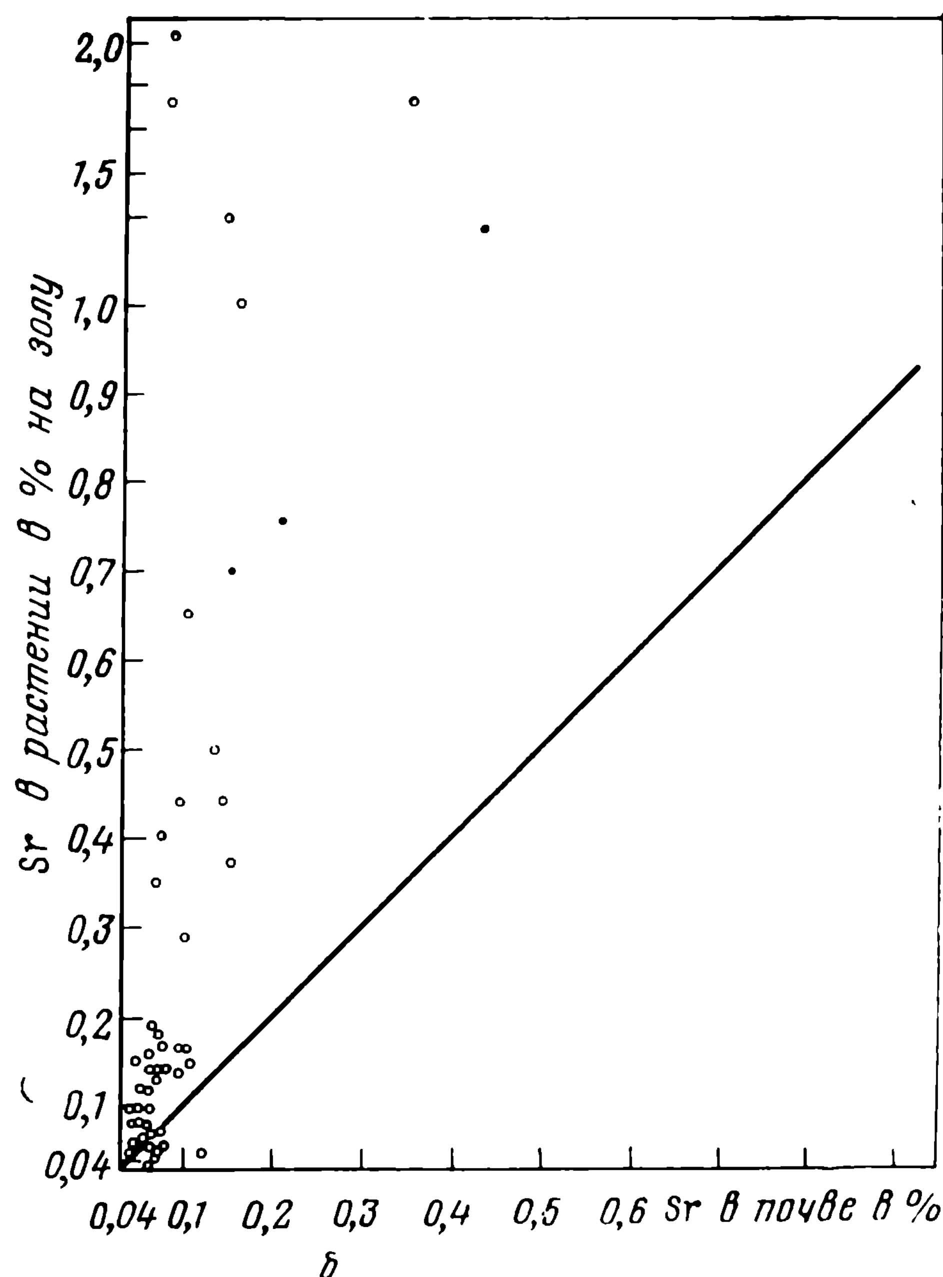


Рис. 53. Зависимость содержания кальция (*а*) и стронция (*б*) в растениях Cynodon dactilon от содержания в почве (в % на золу)

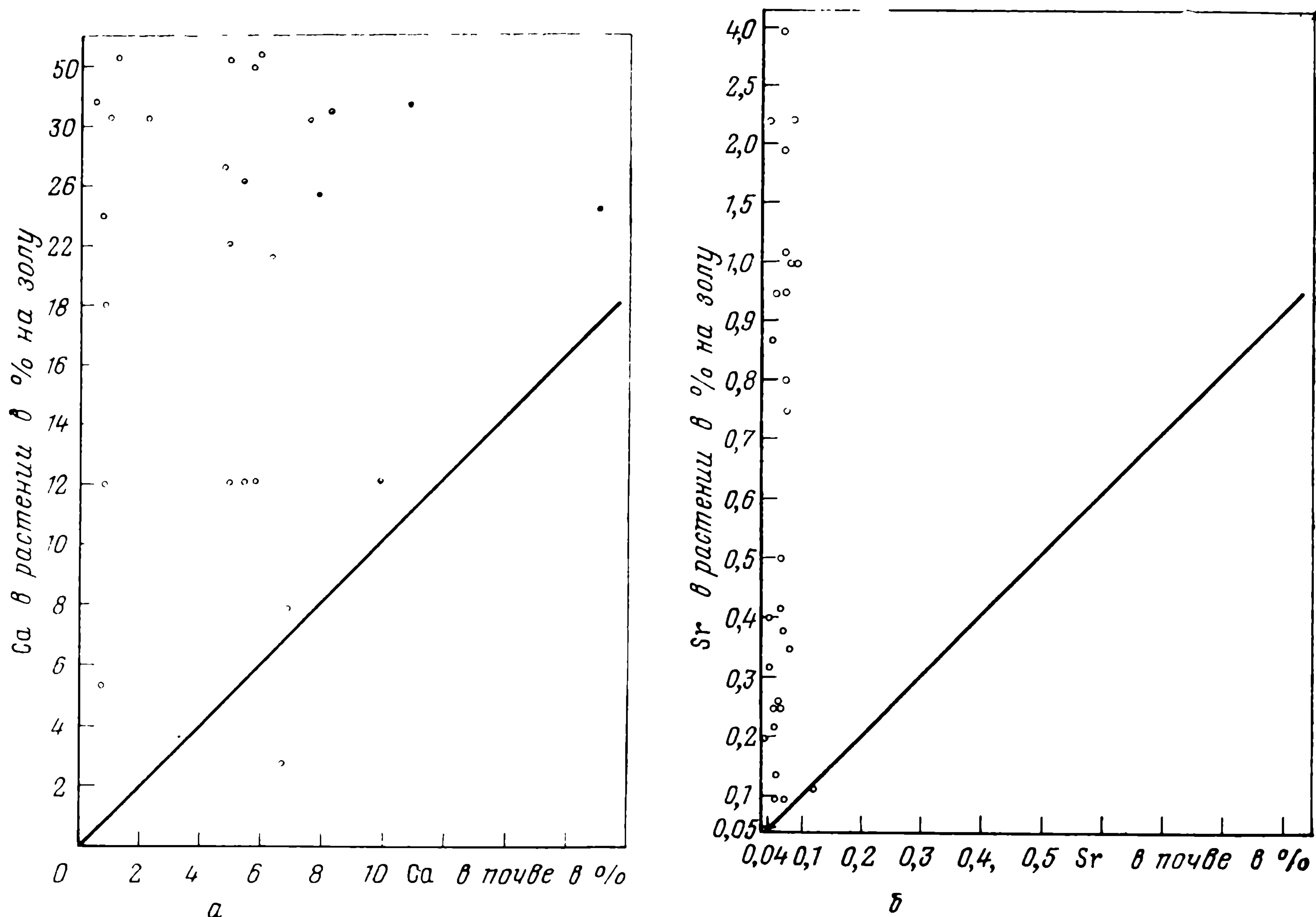


Рис. 54. Зависимость содержания кальция (*а*) и стронция (*б*) в растениях солодки Clycyrrhiza glabra от содержания их в почве (в % на золу)

том (48%), так и с отрицательным (52%). Причем содержание в растениях кальция является признаком зависящим от концентрации его в почве. Сравнение двух приведенных графиков накопления стронция различными видами растений показывает особенности их внутрипопуляционной изменчивости в способности накапливать в организме стронций в экстремальных условиях биогеохимической провинции, обогащенной стронцием и кальцием.

Glycyrrhiza glabra характеризуется другими признаками (рис. 54, *а*, *б*). Почти все организмы этого вида накапливают стронций и кальций выше его концентрации в соответствующей почве, причем для стронция физиологические признаки, очевидно, приобретают значение систематических, видовых — почти все точки на рисунке расположены вдоль оси ординат. С кальцием у этих растений не связана, вероятно, видовая специфичность, но определенно выражена экологическая зависимость от содержания кальция в почве. У этого вида внутрипопуляционная изменчивость также имеет свои характерные признаки.

Таким образом, у рассматриваемых видов растений прослеживаются две группы признаков: зависимые от изменений геохимической среды — экологические и независимые — видовые. Для этих различных форм растений характерно то, что внутри вида они, по-видимому, морфологически неразличимы. Можно предполагать, что возникновение физиологических разновидностей в условиях стронциевых провинций Таджикистана является результатом внутрипопуляционной изменчивости адаптаций к геохимической среде. В районах стронциевых провинций у растений привычных концентраторов избыток стронция обычно не отражается на морфологическом строении. В результате изучения анатомического строения растений этой группы Н. С. Петруниной показано, что здесь наблюдается изменение обмена веществ, проявляющееся в слабом развитии проводящей системы, опорных тканей, пониженной способности накопления за-

пасных питательных веществ (Ковальский, Блохина, Засорина, Никитина, 1968).

Аналогичная закономерность прослеживалась нами у растений, произрастающих на почвах, обогащенных никелем, кобальтом и медью (Тува, Южный Урал: Alyssum biovulatum, A. tortuosum, Linosyris villosa, L. tatarica, Achillea millefolium и др.).

Физиологические формы, показывающие особенности внутрипопуляционной изменчивости,— важный этап для понимания адаптаций растительных организмов к геохимической среде. Они могут проявляться как среди непривычных, так и у привычных концентраторов, являясь, по-видимому, основой расхождения признаков, возникновения физиологических разновидностей (аналогично морфологическим).

Мы рассмотрели отношение растений к макро- и микроэлементам и различные реакции, возникающие у них под влиянием необычного содержания химических элементов. Эти взаимоотношения растений и среды были показаны на схеме (см. рис. 43). Как следует из схемы, конечным этапом отбора у адаптированных форм является видообразование, у неадаптированных форм — вымирание. Обе группы адаптированных и неадаптированных форм не являются изолированными и связаны между собой переходными общими звеньями. Например, физиологическая изменчивость растений — привычных и непривычных концентраторов — при изменении геохимической среды может приближаться к изменчивости неадаптированных форм. При изменении условий среды, очевидно, возможны переходы растений в ту или иную группу. Другой пример касается адаптированных растений, не концентрирующих химические элементы, у которых отсутствует морфологическая изменчивость. При резком изменении условий обитания, устойчивость к химическим факторам среды может нарушиться и в ходе отбора определенный процент особей перейдет в группу неадаптированных форм.

Внутри групп адаптированных и неадаптированных форм растений также существуют взаимные переходы между отдельными звеньями. Так, физиологическая изменчивость адаптированных форм может привести к обособлению некоторой части растений в особый эндемический вид, или может выработаться физиологическая форма внутри вида при отсутствии морфологической изменчивости. С другой стороны, не исключена возможность обратного перехода от физиологической формы к морфологической изменчивости.

На основе физиологических и морфологических изменений неадаптированных форм растений при резком изменении условий геохимической среды обитания могут развиваться эндемические заболевания, под влиянием которых появляются признаки угнетения, нарушается генеративная функция, наблюдается бесплодие и вымирание.

Среднее содержание химических элементов в растении не может рассматриваться как систематический признак. Вид характеризуется в каждой экологической нише присущей ему изменчивостью реакций внутри его популяций. Характер изменчивости реакций — это признак вида, определяемый разнообразием аллелотипов в популяции.

Необходимо также отметить, что физиологические механизмы морфологических изменений растений под влиянием микроэлементов еще мало исследованы. Их изучение представляет большой теоретический интерес, открывая пути для установления причин нарушения клеточного деления в эмбриогенезе при закладке органов и их формировании. М. Я. Школьник (1974) считает важнейшей причиной тератологических изменений растений под влиянием микроэлементов, по-видимому, наушение специфики белковых синтезов. Можно предполагать, что в этих процессах определенная роль принадлежит ферментам нуклеинового обмена, свойства которых могут изменяться под влиянием недостатка или избытка некоторых микроэлементов. М. Я. Школьнику удалось установить при

этом повышенную активность рибонуклеазы. Определение только активности ферментов является недостаточным. Необходимо провести изучение ферментов на молекулярном уровне и выяснить возможные изменения связей металлов с простетическими группами и ферментными белками. Одной из важных задач экспериментальной геохимической экологии должно быть выяснение на суборганизменных и молекулярном уровнях процессов адаптации организмов к условиям геохимической среды (Ковальский, Воротницкая, Цой, 1973 а, б).

Глава 9

РЕАКЦИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА НА ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Среди проблем экологии, имеющих народнохозяйственное значение, особенно важным является изучение эндемических заболеваний животных и человека, вызываемых недостатком или избытком микроэлементов в геохимической среде, в кормах, в пищевых продуктах.

Установлено с полной определенностью наличие реакций у животных и человека на геохимические факторы среды — на содержание химических элементов в почвах, водах, растениях, растительных кормах и пищевых продуктах. Особенно большое значение в реакциях организмов на химические элементы среды приобретает близость их содержания к нижним или верхним пороговым концентрациям. Ранее были приведены данные, показывающие (см. табл. 7, 8), что между нижними и верхними пороговыми концентрациями содержание химических элементов в почвах и кормах, соответствующее норме, может изменяться в несколько раз, например, содержание йода в почвах, в среднем в 8 раз, в кормах, в среднем в 17 раз, содержание молибдена в почвах — в 3 раза, в кормах — в 12 раз и т. д. При изменении в несколько раз в кормах концентрации отдельных микроэлементов организм способен во многих случаях регулировать процессы обмена веществ, но напряжение регуляторных механизмов в таком случае все время возрастает по мере приближения к пороговым концентрациям и может наступить срыв нормальной их функции при дальнейшем понижении или повышении содержания в кормах химических элементов (рис. 12).

При этом, у животных организмов могут развиваться заболевания обмена веществ, которые благодаря их причинной связи со средой, с местностью названы эндемическими. Еще неизвестны заболевания животных организмов, вызываемые недостатком бора, стронция, свинца, но установлено, что избыток этих элементов в естественной среде может вызвать эндемические болезни животных и человека (Виноградов, 1938, 1949; Ковальский, 1957, 1958, 1971, 1973). Известны также эндемические болезни, вызываемые недостатком кобальта, цинка или йода, недостатком или избытком меди, фтора, марганца, селена. С полной несомненностью установлена зависимость от дозы характера действия химического элемента на отдельные системы организма и на целый организм (см. рис. 12). В природных условиях, несмотря на сложность химического состава геохимической среды, обычно ведущее значение в возникновении эндемических заболеваний имеет один химический элемент, который находится в среде в особенно дефицитном или избыточном количестве. В ряде случаев может сказываться на возникновении эндемии одновременное низкое или повышенное содержание в пище нескольких



Рис. 55. Овца больная эндемическим авитаминозом B_{12} (Ярославская обл.)

химических элементов, например, кобальта и меди, кобальта и йода, кобальта, меди, марганца и йода, стронция и кальция. В этих случаях эффект действия микроэлементов может определяться параллельным нарушением нескольких обменных процессов, в каждом из которых один элемент имеет ведущее значение, но нарушения обмена веществ взаимно влияют одно на другое. Получается сложная картина. Таких комбинаций может быть много. Для понимания реакций организмов на факторы геохимической среды необходимо выяснить все основные точки приложения химических элементов к биохимическим процессам и установить их звенья, вовлекающие целый организм в реакции на недостаток или избыток определенных элементов, т. е. отыскать причинные зависимости и объяснить значение части в реакции целого.

При геохимических эндемиях, кроме специфических признаков нарушения обмена веществ, существуют общие расстройства жизнедеятельности. К ним относятся у сельскохозяйственных животных падение продуктивности, нарушение воспроизводительной способности животных, понижение иммунно-биологических свойств организмов.

Основной точкой приложения кобальта в организме служит микробный синтез в пищеварительном тракте витамина B_{12}, содержащего кобальт. При недостатке кобальта может значительно ослабляться синтез витамина B_{12} и его всасывание через слизистую оболочку тонкого кишечника. Ослабление всасывания витамина B_{12} обусловливается уменьшением секреции желудочного сока и недостатком мукопротеида, дающего с этим витамином соединение, для которого проницаема слизистая оболочка кишечника. Еще нет ясности в вопросе о значении для всасывания витамина B_{12} образования его соединения с цинком. В слизистой оболочке тонких кишок витамин B_{12} локализуется в митохондриях, которым, возможно, принадлежит роль в механизмах всасывания. Вследствие недостатка в организме витамина B_{12} уменьшается его депонирование печенью и другими органами. Это особенно ярко выражено у жвачных животных, у которых при недостатке кобальта может развиться заболевание гипо- или авитоминоз B_{12} (рис. 55). В популяциях овец (хозяйственные популяции) поражается этим заболеванием обычно 5—20% поголовья. Это объясняется физиологической гетерогенностью популяции, в которой при недостаточном содержании в рационе кобальта наблю-

даются группы овец, сильно отличающиеся от других депонированием в печени витамина B_{12}: от следов до 40 *мкг*%. Поэтому в популяции овец могут находиться группы животных, пораженных авитаминозом и гиповитаминозом B_{12}, проявляющимися с различной остротой, и здоровые овцы, дающие нормальные привесы.

В животном организме витамин B_{12} превращается в гидроксикобаламин, из которого образуется в различных органах, особенно в печени и почках, кофермент B_{12}. Некоторые исследователи считают, что этот кофермент образуется в процессе всасывания.

В обмене веществ и в процессах кроветворения огромная роль принадлежит витамину B_{12}, коферменту B_{12}, а из микроэлементов — кобальту.

В организме животных, вероятно, находятся многие аналоги витамина B_{12}, из образующихся при микробном синтезе. Но можно считать, что их действие осуществляется через коферменты B_{12}.

Кофермент B_{12} участвует в синтезе таких необходимых для жизнедеятельности организмов соединений как аминокислоты и белки, пуриновые и пиримидиновые основания, рибонуклеиновая (РНК) и дезоксирибонуклеиновая (ДНК) кислоты, тиамин. Существует прямая связь между содержанием в организме витамина B_{12} и интенсивностью нуклеинового обмена. Витамин B_{12} или кобальт, введенные в организм, повышают активность фермента нуклеинового обмена дезоксирибонуклеазы (ДНК-аза). При недостатке кобальта и витамина B_{12} все эти важные процессы ослабляются, нарушаются. В патологический процесс кобальтовой недостаточности включаются все новые звенья обмена веществ. Ослабляются метилирующая способность печени, метилирование транспортной РНК, синтез метионина путем переноса метильной группы на гомоцистеин (фермент метионин-синтетаза). В тканях животных содержится фермент метилмалонил-Ко-А-мутаза, участвующий в цикле лимонной кислоты. Для работы этих ферментов необходим кофермент B_{12}. Участие кобальта и витамина B_{12} в синтезе белка возможно связано с образованием кобальтово-аминокислотных комплексов, благодаря которым повышается способность аминокислот участвовать в синтезе. Кобальт, не входящий в состав витамина B_{12}, также связывается белками в том числе ферментными, а также нуклеиновыми кислотами.

Кобальт может быть катализатором реакций гидрогенизации, гидратации, десульфуризации, окислительно-восстановительных реакций. Он может замещать цинк в карбоангидразе, карбоксипептидазе, в щелочной фосфатазе, а также марганец в аргиназе без потери активности ферментов. При включении кобальта в карбоксипептидазу увеличивается скорость гидролиза пептидов.

Известны также ферменты, для которых кобальт является активной группой — это глицилглицин-дипептидаза и транскарбоксилаза (последняя, кроме кобальта, содержит цинк).

Эффект кобальтовой недостаточности или нормализации процессов обмена веществ при введении в организм кобальта зависит от многих условий: содержания в рационе белка, микроэлементов, витаминов, насыщенности тканевых депо витамином B_{12} и др.

При недостатке кобальта развивается дисфункция обменных процессов и эндемические гипо- или авитаминоз B_{12}. При нормализации кобальтового питания повышается активность регулирующих функциональных систем организма и, благодаря этому, адаптационные его возможности.

При малой концентрации меди в окружающей среде и в рационе у животных наблюдаются характерные изменения обмена веществ, вызываемые снижением активности окислительных ферментов, содержащих медь или железо (табл. 22). Это особенно четко проявляется в биогеохимических провинциях эндемической атаксии, в которых недостаток

Таблица 22

Влияние медной недостаточности на активность ферментов у различных видов животных (по Ковальскому, Ришу, 1970)

Фермент	Вид животного	Орган или ткань	Изменения	Автор
Цитохромоксидаза	Свиньи	Печень Сердце Почки	Угнетение в 3 раза То же в 8 раз Без изменений	Gubler et al., 1957
	Овцы (ягнята)	Печень Почки Серое вещество головного мозга	Угнетение 30% Без изменений Угнетение 40—60%	Barlow, 1963
	Крысы	Печень Мозг Почки	Угнетение 96% » 71% » 76%	Cohen, Elvehjem, 1934; Gallagher et al., 1956; Schultze, Kuiken, 1941
	Цыплята	Сердце	Угнетение 76%	Hill, Matrone, 1961
Каталаза	Свиньи	Печень Почки Печень	Угнетение Без изменений То же	Gubler et al., 1957; Lahey et al., 1952
	Овцы (ягнята)	Серое вещество головного мозга	Повышение активности	Ковальский В. В., 1960
	Крысы	Печень То же Сердце	Без изменений Угнетение Повышение активности	Gallagher et al., 1956; Schultze, Kuiken, 1941
	Мыши	Печень	Существенное повышение активности	Adams, 1953
Дегидрогеназа бутирилкофермента А	Свиньи	То же	Без изменений	Gubler et al., 1957
Дегидратаза δ-аминолевулиновой кислоты	Крысы	»	Без изменений	То же
Сукцинатдегидрогеназа	То же	»	Без изменений	Wilson et al., 1959
Сукцинатдегидрогеназа	Овцы (ягнята)	Белое вещество головного и спинного мозга Мозг	Сильное угнетение Без изменений	Ковальский, 1960 Howell, Davison, 1959
Сукцинатоксидазная система	Крысы	Печень	Угнетение до 40%	Deiis, Wind, Bosh, 1957
НАД-цитохром с-редуктаза	То же	Митохондрии печени	Угнетение до 50% [1]	Gubler. 1957
Изоцитратдегидрогеназа	»	То же	Повышение активности на 50% [1]	То же
Рибонуклеаза	Овцы (ягнята)	Мозг	Без изменений	Mills, Williams, 1962
Пероксидаза	То же	Серое вещество головного и спинного мозга	Угнетение	Ковальский В. В., 1960
Сульфидоксидаза, ДОФА-оксидаза (катехолоксидаза)	» »	Печень Серое вещество головного и спинного мозга	Угнетение в 2—3 раза Угнетение	Риш М. А., Щербакова, 1965 Ковальский В. В., 1960

[1] Только при острой медной недостаточности.

Таблица 22 (окончание)

Фермент	Вид животного	Орган или ткань	Изменения	Автор
ДОФ-амин-β-гидроксилаза	Крысы	Сердце	Угнетение	Missala K. et al., 1967
Моноаминоксидаза	Свиньи Овцы Цыплята	Сыворотка крови То же Аорта	Резкое угнетение Угнетение в 4 раза Полное угнетение	Blaschko et al., 1965; Риш, Бакаев, 1967, Mills et al., 1966; Hill et al., 1967
Триптофанпирролаза	То же	Печень	Угнетение	Kim, Hill, 1967

меди сочетается с избытком молибдена и сульфатов. При недостатке меди угнетение цитохромоксидазы у крыс сильнее выражено в печени, у свиней и цыплят — в сердце, у овец — в мозге, а угнетение сукцинатдегидрогеназы у овец — в белом веществе головного и спинного мозга; торможение активности НАД-цитохром — с — редуктазы установлено в митохондриях печени крыс, сульфидоксидазы — в печени овец, ДОФА-оксидазы — в печени и в сером веществе головного и спинного мозга овец, моноаминоксидазы у свиней и овец в сыворотке крови, у цыплят — в аорте; активность изоцитратдегидрогеназы митохондрий печени крысы при недостатке меди повышается, так как, по-видимому, медь легко угнетает этот фермент; при недостатке меди и повышенном содержании молибдена повышается активность ферментов пуринового обмена — ксантиноксидазы и уратоксидазы различных видов млекопитающих животных и человека.

Изменение активности ферментов животного организма при недостатке меди влечет за собой нарушение многих биохимических процессов и физиологических состояний (табл. 23). Весьма вероятно, что важными токсическими агентами в организме при недостатке меди являются сульфиды, образующиеся в печени при распаде цистеина и в рубце жвачных в результате микробиологического восстановления сульфатов (рис. 56). При избытке в рационе сульфатов образуются в избыточном количестве сульфиды, при этом пищевая медь превращается в сернистую медь, не усваиваемую организмом, что усиливает медную недостаточность. Обезвреживание большой части сульфидов обычно происходит в печени путем их окисления в тиосульфат и сульфат. Окисление сульфидов в тиосульфат осуществляется сульфидоксидазой печени, активность которой угнетается при низком содержании меди в рационе и при избытке молибдена. Очевидно, что при медной недостаточности усиливается образование сульфидов в тканях, избыток же сульфидов — еще более усиливает медную недостаточность. Опыты с радиоактивной медью позволяют считать, что в биогеохимических провинциях с недостатком меди и избытком молибдена и сульфатов происходит повышенная потеря меди тканями, что также усиливает дефицит меди.

Недостаток меди, изменяя активность многих ферментов, вызывает значительные нарушения процессов обмена веществ, например, обмена липидов (снижение количества сфингомиелина и ацетальфосфатидов в белом веществе головного и спинного мозга, нарушение миелинизации центральной нервной системы), хромопротеидов (падение концентрации гемоглобина, частично в связи с задержкой созревания эритроцитов и уменьшения продолжительности их жизни), синтеза эластина и коллагена (повреждение соединительной ткани, разрыв аорты и сердечных сосудов), пуринового обмена (возможно повышение активности ксантиноксидазы, образования мочевой кислоты, активности уратоксидазы), уг-

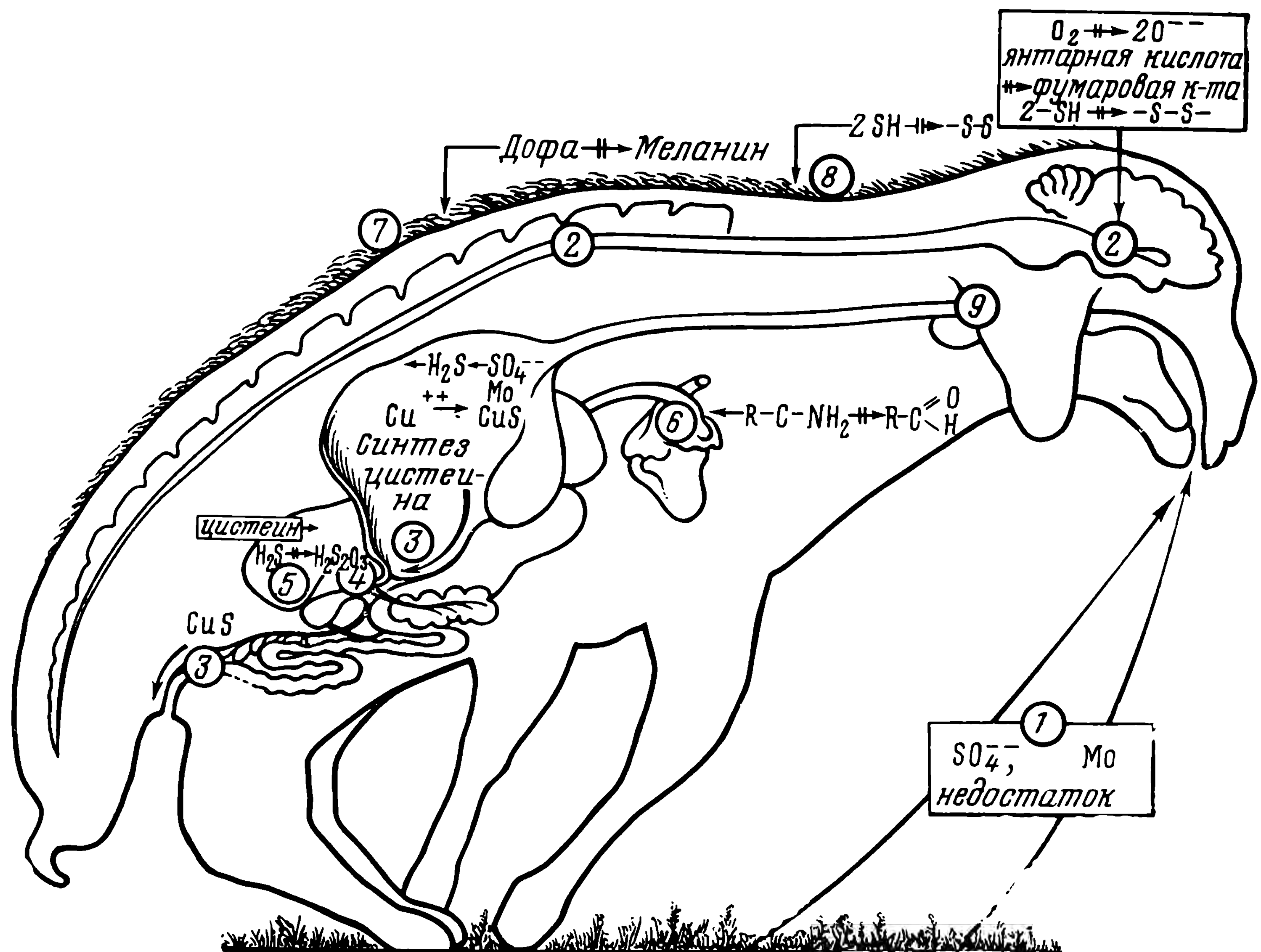


Рис. 56. Схема нарушений биохимических процессов при эндемической атаксии ягнят (Ковальский, Риш, 1970)

1 — поступление с кормом избытка сульфатов и молибдена, недостаток меди; *2* - нарушение синтеза фосфатидов, дисгенез миелина головного и спинного мозга; угнетение цитохромоксидазы, ДОФА-оксидазы, сукцинатдегидрогенезы, пероксидазы; повышенная скорость выделения Cu^{64} из тканей, нарушение синтеза нейрокератина; *3* — усиление процессов микробиологического восстановления сульфатов до сульфидов под влиянием избытка сульфатов и молибдена; образование недоступной для организма сернистой меди; усиление синтеза серусодержащих аминокислот; *4* — поступление сероводорода, цистеина в печень через систему воротной вены; *5* — усиление образования сероводорода из цистеина, угнетение сульфидоксидазы под влиянием избытка молибдена и сульфатов, накопление сероводорода в печени и других тканях; дальнейшее углубление дефицита меди, угнетение митохондриальной моноаминоксидазы и церулоплазмина; *6* — угнетение моноаминоксидазы сыворотки крови и стенок сосудов сердца, нарушение синтеза эластина, снижение уровня аскорбиновой кислоты; *7* — угнетение ДОФА-оксидазы (О-дифенилоксидазы), депигментация шерсти; *8* — замедление процессов кератинизации шерсти; *9* — угнетение синтеза гормонов щитовидной железы

нетение окисления большинства субстратов цикла трикарбоновых кислот (цитрата, малата, α-кетоглутарата, пирувата и других).

Ослабление функции окислительных ферментов при недостатке меди приводит к нарушению многих процессов обмена веществ. Весь организм в целом вовлекается в порочный круг взаимосвязанных реакций, что приводит к возникновению эндемического заболевания атаксии, поражающей овец, особенно новорожденных ягнят, крупный рогатый скот, буйволов. При этом в головном и спинном мозге образуются полости за счет ослабления синтеза сфингомиэлина и ацетальфосфатидов, а также благодаря понижению окислительных процессов, ослаблению окисления сульфгидрильных групп нейрокератина в дисульфидные, что открывает доступ к нему тканевых протеолитических ферментов. У новорожденных ягнят развиваются тяжелые, необратимые морфологические изменения в нервной системе: полушария напряжены, извилины сглажены (рис. 57), белое вещество головного мозга набухает (рис. 58), в нем обнаруживаются полости (рис. 59). Ш. Т. Дандамаевым описано повреждение сосудов мозга (нарушение проницаемости стенок, застой, дистония). На этой почве также могут образовываться полости и отек мозга, что нарушает

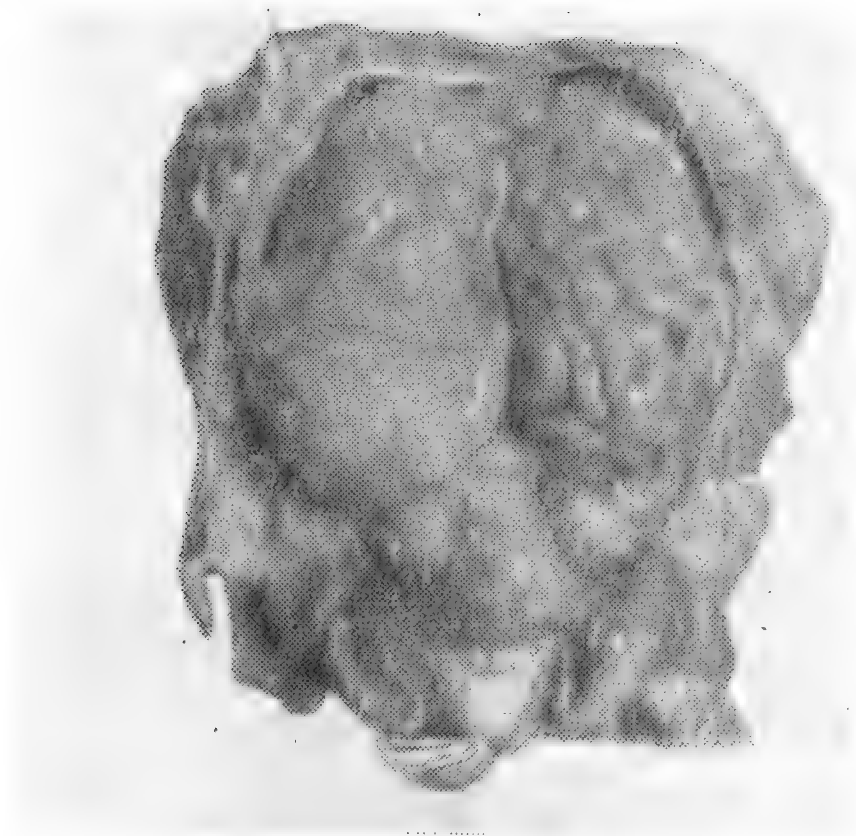


Рис. 57. Мозг ягненка, больного эндемической атаксией. Набухание тканей мозга вызвало асимметричное сглаживание извилин

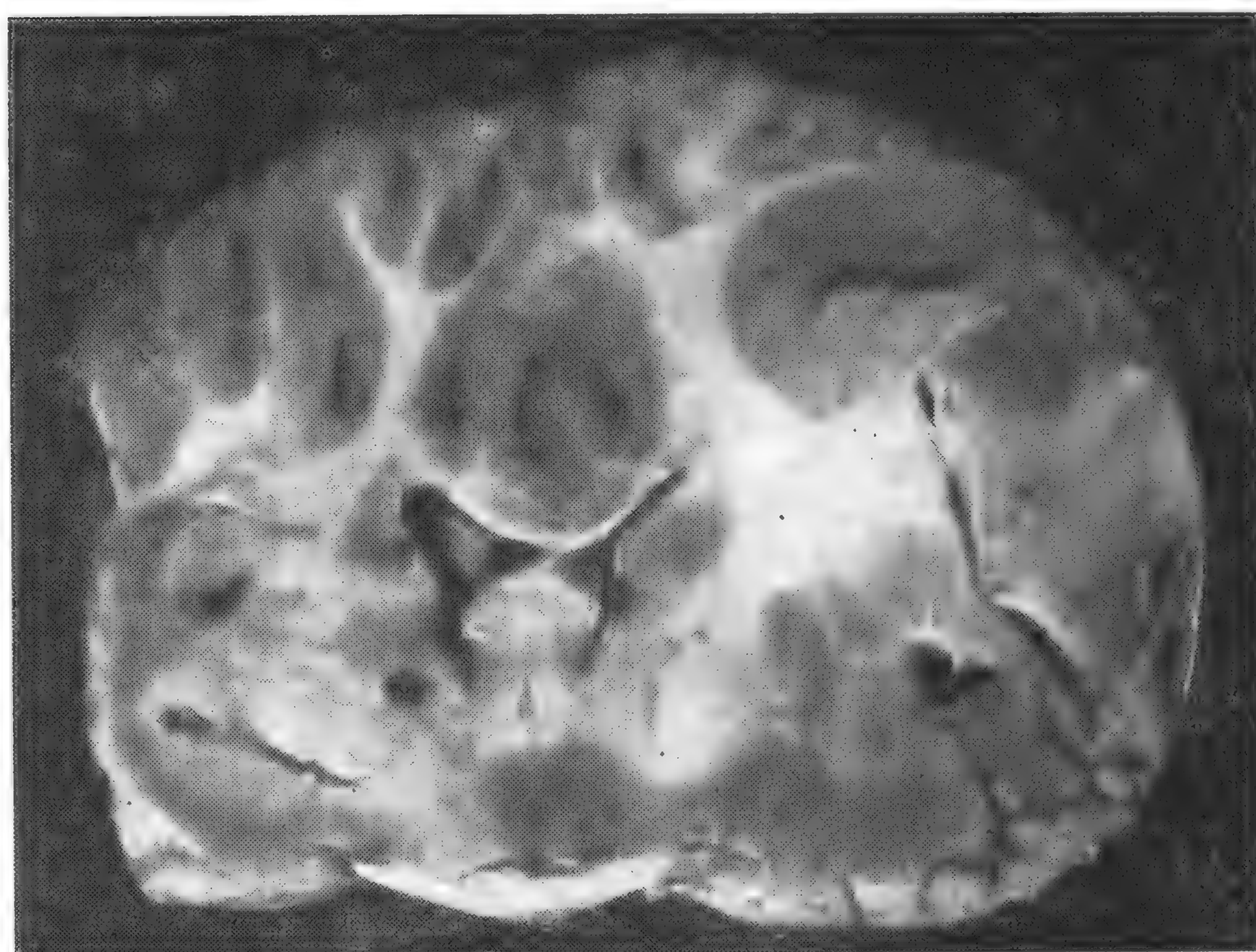


Рис. 58. Поперечный разрез полушарий головного мозга новорожденного ягненка, больного эндемической атаксией. Наблюдается набухание белого вещества мозга

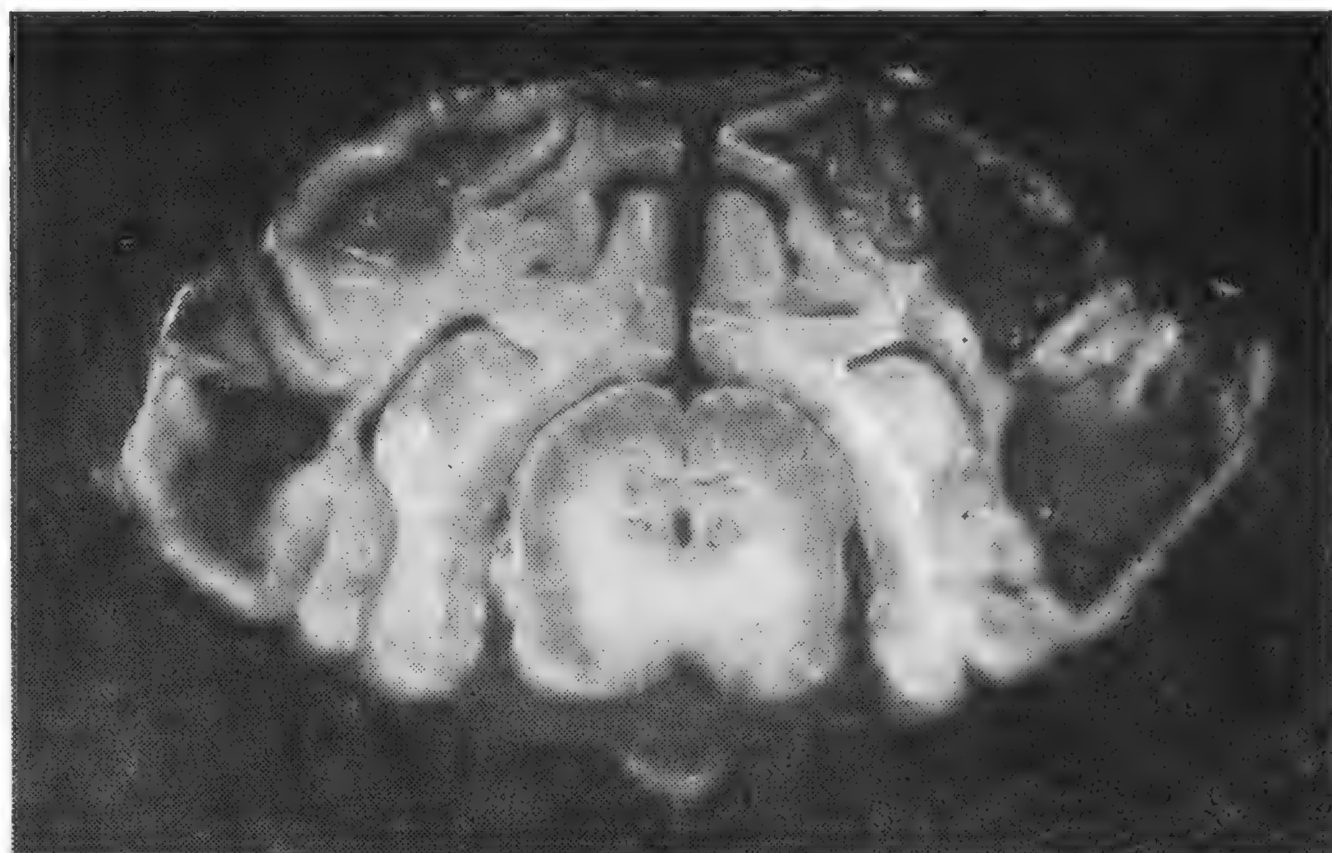


Рис. 59. Полости в полушариях головного мозга новорожденного ягненка при эндемической атаксии

Таблица 23

Влияние медной недостаточности на биосинтез и содержание некоторых соединений у различных видов животных (по Ковальскому, Ришу, 1970)

Соединение	Вид животного	Орган или ткань	Изменения	Автор
Фосфолипиды	Крысы	Митохондрии печени	Угнетение на 90%	
		Срезы печени	То же, на 75%	
		Печень in vivo	» на 66%	
		Митохондрии мозга	Без изменений	Gallagher et al., 1956
Высокомолекулярные жирные кислоты	Крысы	Печень	Без изменений	То же
Синтез фосфатидов	То же	То же	Угнетение	»
Гем	»	»	Сильное снижение концентрации	»
Миоглобин	Свиньи	Сердце	Снижение концентрации	Gubler et al., 1957
		Мышцы бедра	Без изменений	То же
Цитохром *c*	То же	Сердце	Повышение содержания	»
		Почки	Без изменений	»
Белок	Крысы	Сыворотка крови	Непостоянное снижение концентрации	Gallagher et al., 1956
РНК	То же	Печень	Без изменений	Лапин и др., 1958
РНК	Овцы	Мозг	Сильное снижение концентрации	Mills, Williams, 1962
	Ягнята	То же	Без существенных изменений	Howell, Davison A. N., Axberry, 1964
ДНК	Овцы (ягнята)	»	Без существенных изменений	То же
Глютатион	Свинья	Печень	Сильное снижение концентрации	Gubler et al., 1957
		Эритроциты	Небольшое повышение концентрации	
Na, K, Mg, Ca	Крысы	Сыворотка крови	Без изменений	Gallagher et al., 1956
Аминокислоты	Свинья	Моча	Без изменений	Gubler et al., 1957
Эластин	То же	Аорта, венечные сосуды сердца	Снижение количества эластина при увеличении содержания в нем лизина в 2—4 раза	Goulson et al,, 1965 Linker et al., 1964 Weissman et al., 1963 Weissman et al., 1965
	Цыплята	Аорта		
	Кролики	Венечные сосуды сердца		Nill et al., 1967
Коллаген	Цыплята	Аорта	Повышение количества растворимой фракции	O'Dell, 1966 Starcher et al., 1964

тканевое дыхание. Наблюдается комбинированное поражение двигательных и чувствительных путей. При гистологическом исследовании периферической нервной системы обнаружены дистрофические и некробиотические изменения спинальных ганглиев, периферических нервных стволов и их разветвлений в мышцах (Дандамаев, 1966). Нарушение обмена меди и окислительных процессов в тканях центральной нервной системы (рис. 60, 61), а также патолого-морфологические изменения в них объясняют

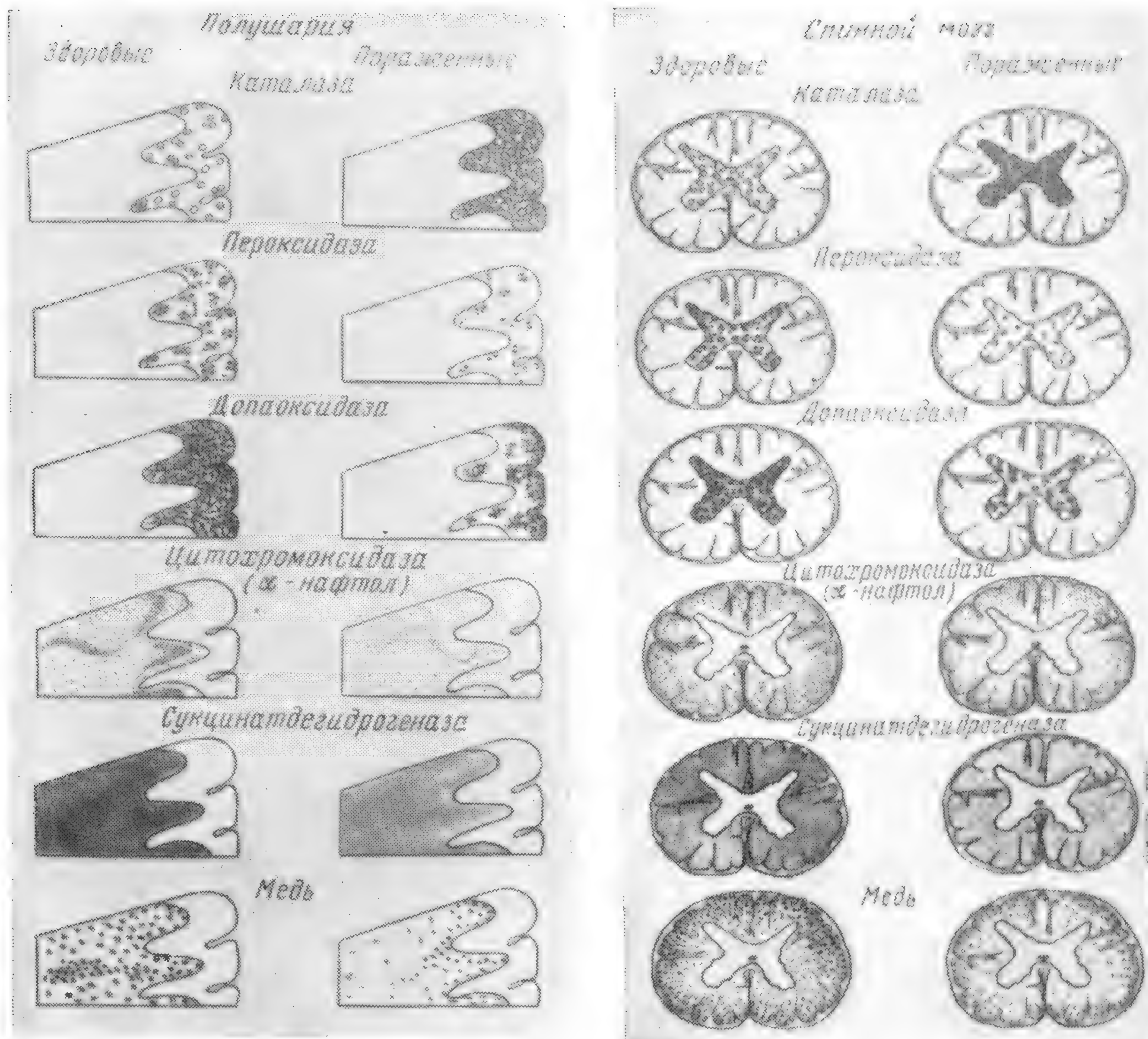


Рис. 60. Схема распределения окислительных ферментов и меди (гистохимические данные) в больших полушариях мозга здорового и больного эндемической атаксией ягненка

Рис. 61. Схема распределения окислительных ферментов и меди (гистохимические данные) в спинном мозге здорового и больного эндемической этаксией ягненка

клинические симптомы эндемической атаксии: при стоянии ягнят неустойчивость задней части туловища, при ходьбе — некоординированность движений, судороги, параличи.

Медная недостаточность — это прежде всего нарушение синтеза окислительных ферментов. Благодаря этому происходит вовлечение в патологический процесс многих обменных процессов, весь организм охватывается заболеванием. Эндемия поражает 1—27% (максимум 46%) всего поголовья овец, а смертность достигает 70—80% от числа заболевших. Введение в организм солей меди может предупредить развитие болезни.

Избыток в кормах животных молибдена приводит к нарушению пуринового обмена, при этом основная точка приложения молибдена — фермент ксантиноксидаза, превращающий ксантин и гипоксантин в мочевую кислоту. При избытке молибдена повышается синтез и активность ксантиноксидазы, следовательно, образование мочевой кислоты. У животных развивается эндемическое заболевание — молибденовый токсикоз, а у человека может появиться молибденовая эндемическая подагра. У человека в противоположность животным, по-видимому, нет фермента уратоксидазы, разрушающего мочевую кислоту. Поэтому у человека мочевая кислота, как мало растворимое соединение, может откладываться в некоторых случаях в тканях суставов и вызвать симптомы подагры. Важными задачами экологического исследования ксантиноксидазы являются определение активности ее при действии на организм различных кон-

центраций и соотношений молибдена и меди и определение адаптивных изменений содержания в ней этих металлов. В модельных опытах на крысах было показано, что при нарастании молибдена в рационе увеличивается активность ксантиноксидазы печени (см. рис. 21). Так как активность ее возрастает и при повышении содержания в рационе меди, можно предположить, что активность фермента не уменьшается при замене в нем молибдена медью [1].

Для решения этого вопроса исследовалась ксантиноксидаза коровьего молока, так как это позволяло (при высокой молочной продуктивности) на одних и тех же животных наблюдать в динамике индивидуальные изменения свойств ксантиноксидазы, вызванные изменением содержания в рационе меди и молибдена.

Первоначальная очистка фермента производилась по методу Gilbert, Bergel, 1964 (в модификации Козаченко, Вартанян, Гоникберг, 1971), окончательная — методом гельфильтрации на сефадексе G = 200.

Таблица 24

Влияние Cu и Mo пищевого рациона на содержание их в очищенной молочной ксантиноксидазе

(22 ноября 1971 — 7 февраля 1972)[1]

Суточные подкормки Cu и Mo	№ коров	Удельная активность	*мкг/мг* белка,			Весовые соотношения			моль : ат : ат		
			Fe	Mo	Cu	Fe	Mo	Cu	Fe	Mo	Cu
Контроль	3	5,8	0,24	0,28	Не обн.	1	1		8	4	
Cu — 153,6 *мг* через 26 дней		4,5	0,1	0,11	0,01	0,5	0,5	0,05	8	4	1
Контроль через 2 недели после прекращения подкормки Cu		3,8		0,1	Не обн.						
Mo — 100 *мг* через 27 дней		8,7	0,2	0,2	Не обн.	1	1		8	4	
Контроль	4	3,1	0,2	0,2	Не обн.	1	1		8	4	
Cu — 307,2 *мг* через 26 дней		4,3	0,1	0,09	0,03	0,5	0,5	0,25	8	4	2
Контроль через 2 недели после прекращения подкормки Cu		2,5		0,06	Не обн.						
Mo — 200 *мг* через 27 дней		9,6	0,25	0,2	Не обн.	1	1		8	4	

[1] Московская обл., содержание в основном рационе Cu — 51,8 *мг*, Mo — 12,6 *мг* (сутки) на одно животное.

В длительных опытах с содержанием коров на пищевом рационе, обогащенном медью, нами наблюдалось в ксантиноксидазе молока появление меди и уменьшение содержания молибдена. При подкормке коров молибденом была получена ксантиноксидаза, относительно обогащенная молибденом и не содержащая меди. Данные о влиянии подкормок медью и молибденом на содержание этих металлов в очищенном ферменте приведены в табл. 24 (Ковальский, Воротницкая, Цой, 1973).

В исследованиях различных авторов и наших показана изменчивость в молочной ксантиноксидазе соотношения между железом, молибденом и медью (табл. 25). В наших исследованиях активность ксантиноксидазы сохранялась в случаях отсутствия в ферменте молибдена или меди. Байером (Bayer et al., 1966) было показано, что активность не нарушалась при искусственном удалении железа из фермента. На основании этих данных можно считать, что основным фактором активности ксантинокси-

[1] Интересно отметить, что в слизистой оболочке кишечника теленка была обнаружена безмолибденовая ксантиноксидаза, содержащая медь (Roussos, 1967).

Таблица 25

Соотношение ФАД, Мо, Cu в молекуле молочной ксантиноксидазы

ФАД, *моль*	Fe, *ат*	Мо, *ат*	Cu, *ат*	Условия получения фермента	Автор
2	8	4	не обн.	зима	Ковальский, Воротницкая, Цой, 1973
2	8	2			Uozumi M., Hayaschikawa R., Piette Z. H. (1967)
2	8	2			Hart L. J., Bray R. C. (1967)
2	8	1			Richert, Westerfeld (1954)
2	8	2	не обн.	весна	Ковальский, Воротницкая, Цой, 1973
2	8	4	0,25	лето, пастбище	То же
2	8	4	1	подкормка Cu	»
2	8	2	1	То же	»
2	4	4	2	»	»
2	8	4	не обн.	подкормка Мо	»

дазы является ФАД. Только его удаление ведет к потере ферментом окислительных свойств и к превращению ксантиноксидазы в ксандиндегидрогеназу. Показана также возможность сохранения свойств ксантиноксидазы путем замены ФАД на ФМН (Komai, Massey, Palmer, 1966).

Содержание металлов железа, молибдена и меди в ксантиноксидазе влияет на ее активность. При увеличении в ксантиноксидазе ФАД и железа активность фермента повышается, но заметнее при одновременном увеличении также содержания молибдена или появлении в ферменте меди. При подкормке животных избыточным количеством молибдена активность фермента повышается в случаях повышения содержания в нем железа и молибдена. При подкормке животных медью и при снижении в ферменте железа и молибдена активность фермента обычно держится на среднем уровне. Возможно, что на активность ксантиноксидазы влияет также резерв металлов в тканях (Ковальский, Воротницкая, 1969). Так при повышении содержания молибдена или меди в рационе, вместе с нарастанием содержания этих металлов в тканях, увеличивается активность фермента.

Вопрос о возможном участии металлов в регуляции активности и существовании различных форм ксантиноксидазы можно решать путем разделения очищенной ксантиноксидазы на изоферменты, выделения их, определения их удельной активности и содержания в них металлов.

Очищенная ксантиноксидаза была разделена методом дискового электрофореза в полиакриламидном геле на шесть изоферментов ($КО_1$—$КО_6$) (рис. 62). Препаративно удалось постоянно выделять $КО_2$ и $КО_4$а+$КО_4$б, остальные изоферменты ксантиноксидазы, из-за их малого содержания, были выделены в отдельных случаях. При нормальном содержании в рационе молибдена и меди $КО_2$ оказалась молибденовой изоформой ксантиноксидазы с удельной активностью равной 5,0 *ед/мг* белка, а $КО_4$а+$КО_4$б медными изоформами с удельной активностью около 1,0. Применение медной подкормки приводило к уменьшению содержания или к потере молибдена изоферментом $КО_2$, что не влияло на его удельную активность, и к повышению содержания меди в сумме изоферментов $КО_4$а и $КО_4$б, что приводило к повышению их удельной активности. Молибденовая подкормка вызывала обогащение $КО_2$ молибденом и, в некоторых случаях, значительно повышала ее удельную активность, а также уменьшала содержание меди или приводила к ее потере изоферментами $КО_4$а+$КО_4$б (в одном случае к замещению в них меди молибденом). Результаты исследований приведены в табл. 26. Изофермент $КО_2$ (молиб-

Таблица 26

Содержание Cu и Mo в изоферментах ксантиноксидазы молока коров (22 ноября 1971 — 7 февраля 1972)

Изоферменты	Содержание Cu или Mo в рационе	№№ коров	Удельная активность	Mo, *мкг/мг*	Cu, *мкг/мг*
KO_2	контроль	1	5,0	0,30	**
	Cu — 51,8 *мг*	2	5,1	0,30	**
$KO_4а + KO_4б$	Mo — 12,6 *мг*	1	1,0	*	0,2
		2	1,3	*	0,2
KO_2	суточные добавки	3	5,0	*	**
	к рациону	4	5,0	0,05	**
$KO_4а + KO_4б$	Cu — 154 *мг*	3	2,0	*	1,7
		4	1,6	*	0,5
KO_2	суточные добавки	3	5,7	*	**
	к рациону	4	5,0	*	**
$KO_4а + KO_4б$	Cu — 307 *мг*	3	2,0	*	0,5
		4	2,0	*	1,1
KO_2	суточные добавки	3	5,0	0,4	**
	к рациону	4	6,5	0,3	**
KO_2	Mo — 100 *мг*	3	5,0	0,37	**
	суточные добавки	4	10,0	0,3	**
	к рациону				
	Mo — 200 *мг*				

* Mo не обнаружен. ** Cu не обнаружена.

деновый) во всех случаях был активнее изоферментов $KO_4а+KO_4б$ (медных). Очевидно, активность ксантиноксидазы определяется соотношением в ферменте молибден-(или медь-)содержащих изоферментов, концентрацией и соотношением в них металлов. Впервые показана возможность изменения содержания молибдена и меди в ксантиноксидазе и ее изоферментах или частичной обмениваемости этих металлов под влиянием их содержания в рационе (Ковальский, Воротницкая, Цой, 1973).

Исследования замены металлов в ксантиноксидазе при высоком содержании в рационе меди или молибдена позволили предположить, что в природных условиях биогеохимических провинций, богатых медью или молибденом, в ксантиноксидазе будет изменяться содержание этих металлов (табл. 27). Действительно, экспедиционные исследования ксантиноксидазы молока в районе Сибая (Южный Урал) — в провинции, богатой медью (содержание в суточном рационе меди 200 *мг/кг* сухого корма) — показали, что изофермент KO_2 не содержит молибдена, но может связывать медь, а $KO_4а+KO_4б$ может содержать повышенную концентрацию меди. Совершенно другое содержание металлов обнаружено у тех же изоферментов в молибденово-медной провинции Армении: в KO_2, а также в изоферментах $KO_2а+KO_2б$ — повышенное количество молибдена, а в $KO_4а+KO_4б$ — повышенное количество меди (рис. 63) (Ковальский, Цой, Воротницкая, 1973). Таким образом, содержание молибдена в изоферменте KO_2 в природных условиях и в условиях моделирования (подкормка молибденом или медью коров) зависит от ферментных адаптаций организма к уровню металла в рационе и в биосфере и от соотношения его

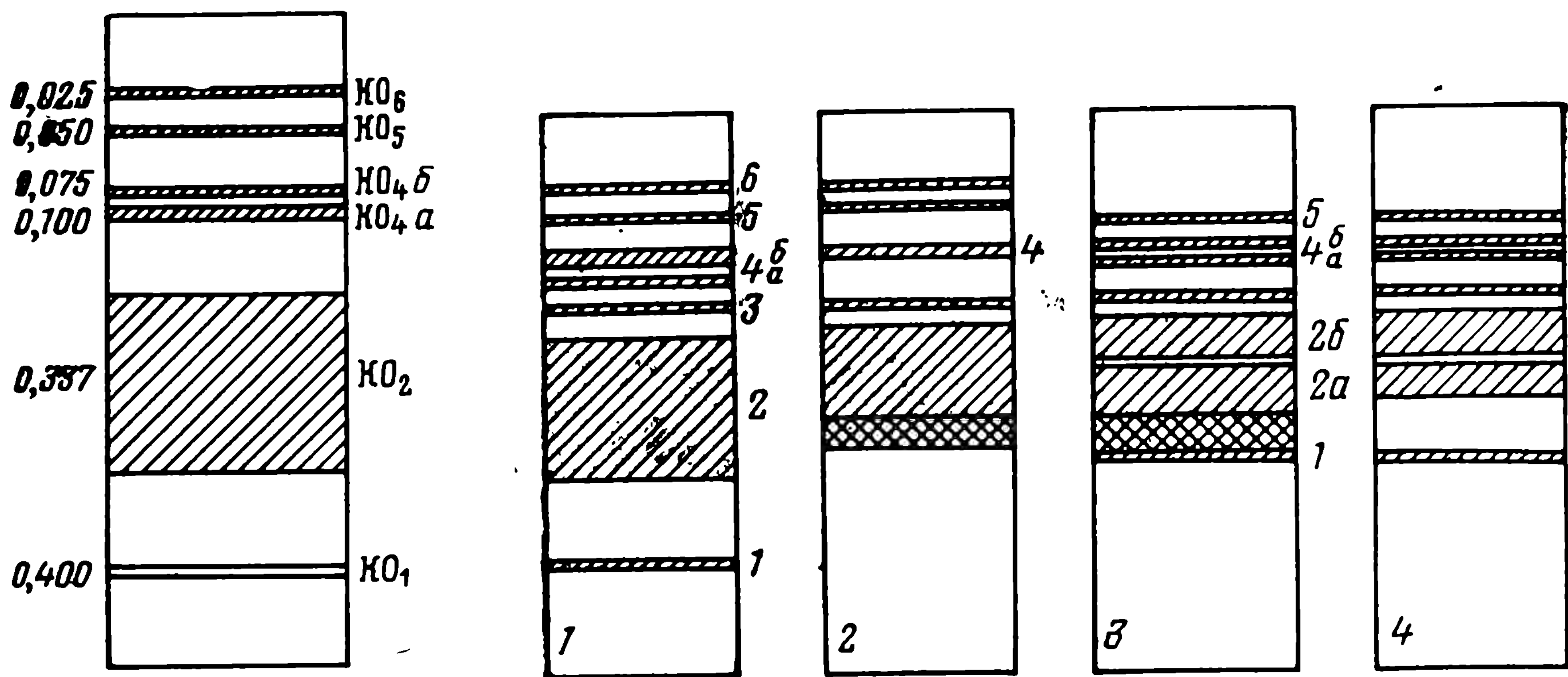


Рис. 62. Изоферменты ксантиноксидазы молока коровы, разделенные электрофорезом на полиакриламидном геле

Рис. 63. Изоферменты ксантиноксидазы молока коров, разделенные электрофорезом на полиакриламидном геле

1 — Южный Урал, *2—4* — Армения (*2* — Уляшик, *3* — Анкаван, *4* — Каджаран)

с медью, которая является составной частью $КО_4$, но, возможно, включается в $КО_2$ при избытке ее в рационе. Исследования показывают возможные пути регуляции активности ксантиноксидазы в различных условиях геохимической среды. Изменения содержания металлов меди и молибдена в изоферментах ксантиноксидазы не являются породным признаком, так как воспроизведены в модельных опытах на коровах одной породы. Возможно, что породным признаком служат белковые различия изоферментов ксантиноксидазы у различных пород животных.

Таблица 27

Содержание меди и молибдена в изоферментах ксантиноксидазы молока коров в биогеохимических провинциях с различным содержанием этих металлов

Провинции	Порода коров	Сезон, год	Содержание в сут. рац., *мг* Cu	Содержание в сут. рац., *мг* Mo	Изоферменты	Удельная активность, *ед/мг* белка	Mo, *мкг/мг* белка	Cu, *мкг/мг* белка
Подмосковье	Холмогорская	XI 1971, II 1972	51,8	12,6	$КО_2$ $КО_4а+КО_4б$	5,0 1,2	0,30 *	* 0,2
Кизил, Ю. Урал	Симментальская	VI 1972	120	6,2	$КО_2$ $КО_4а+КО_4б$	5,0 1,8	* *	0,05 0,15
Сибай, Ю. Урал	То же	VI 1972	204	7,8	$КО_2$ $КО_4а+КО_4б$	5,0 1,8	* *	0,1 0,5
Уляшик, Армения	Швицкая × × пестрая горная	X 1972	26,4	18,0	$КО_2$ $КО_4а+КО_4б$	10,0 3,5	0,5 *	Следы 0,5
Каджаран, Армения	То же	X 1972	88,8	34,8	$КО_2а$ $КО_2б$ $КО_4а+КО_4б$	4,0 9,0 2,2	0,5 0,5 *	0,04 0,04 0,5
Анкаван, Армения	Швицкая × × пестрая горная	X 1972	38,4	156,0	$КО_2а$ $КО_2б$ $КО_4а+КО_4б$	5,0 10,0 2,6	0,5 0,5 *	* * 0,5

* Mo или Cu не обнаружены.

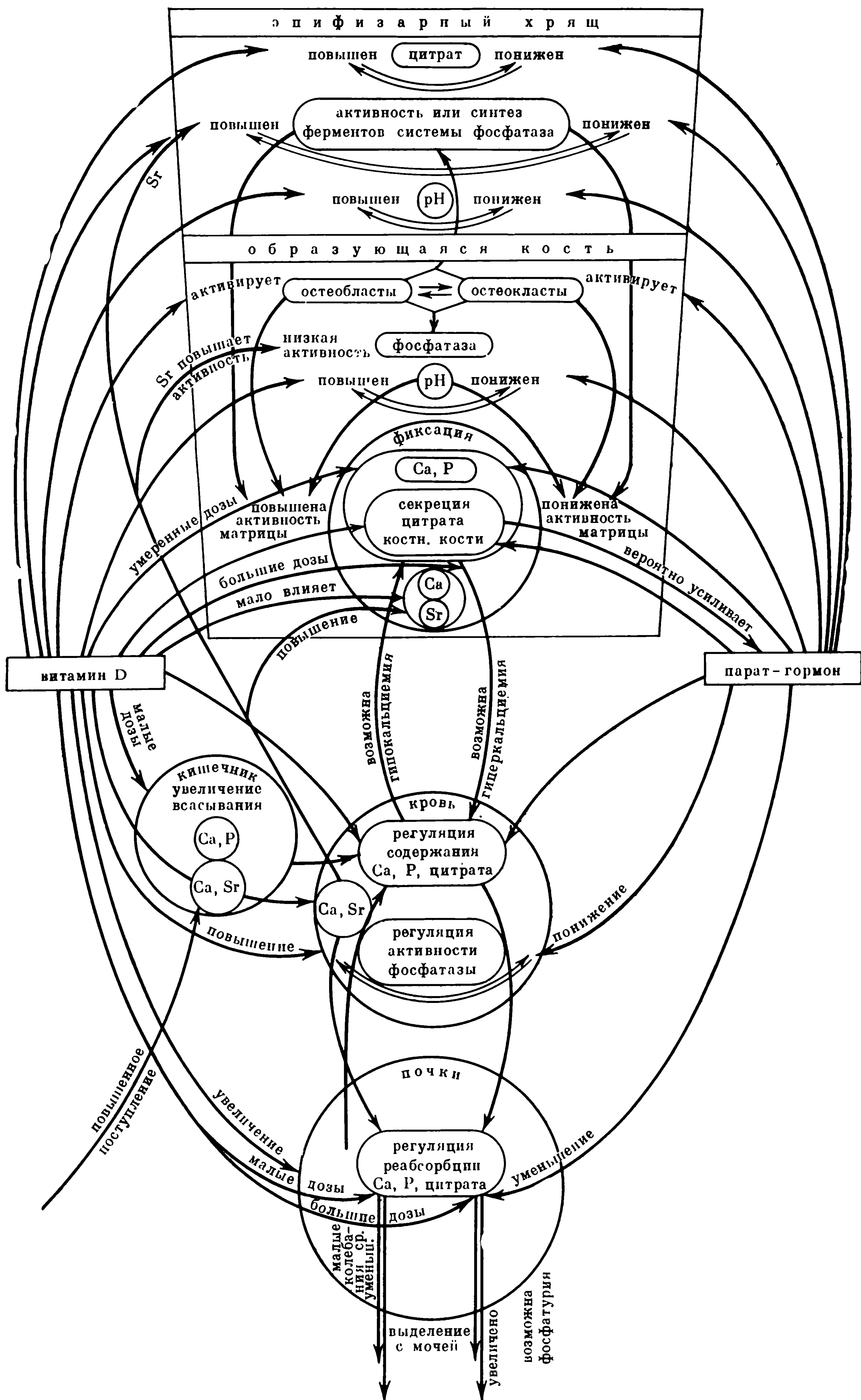


Рис. 64. Возможная система регуляторных процессов и обменных реакций в эпифизарном хряще и растущей кости в связи с действием на организм стронция (пунктиром обозначены пути возможного влияния стронция на минеральный обмен кости)

Точкой приложения йода в животном организме служит синтез гормонов щитовидной железы (3, 5, 3' — трийодтиронин, 3,3' дийодтиронин, а также тироксин и тканевые производные гормонов — дийодтироуксусная и монойодтироуксусная кислоты и др.). Кобальт является одним из регуляторов обмена йода. Возможно, что марганец и медь имеют значение в регуляции обмена йода.

При недостатке йода в кормах и рационах у животных увеличивается щитовидная железа, нарушается синтез гормонов ее, развивается эндемический зоб и происходят значительные нарушения обмена веществ, снижение продуктивности, воспроизводства, иммунно-биологических свойств организма.

Точкой приложения стронция к обменным процессам в условиях избыточного его содержания в рационах служат эпифизарный хрящ и костная ткань, содержащиеся в них фосфатазы, а также обмен лимонной кислоты в трикарбоновом цикле, протекающем в эпифизарном хряще (рис. 64). Наиболее важной стороной этих процессов является их обратимость. Они постоянно находятся в состоянии подвижного равновесия, которое смещается то в сторону усиления созидательных, то обратных им процессов. Нарушения обратимости могут вызвать патологические изменения в образовании и жизнедеятельности костной ткани. Изменения эти зависят, в основном, от изменения соотношений витамина D и парат-гормона, которые регулируют образование цитрата, активность фосфатазы, активность остеобластов и остеокластов, повышение или уменьшение величины pH эпифизарного хряща и образующейся костной ткани. Повышенная активность фосфатазы при щелочном pH и остеобластов способствует активированию костной матрицы и фиксации ею кальция, фосфора и цитрата, что приводит к формированию минерального вещества кости. В условиях стронциевой биогеохимической провинции при поступлении в животный организм повышенных количеств стронция под влиянием витамина D усиливается его всасывание в кишечнике и несколько повышается содержание в крови, откуда стронций частично выводится почками с мочой (в зависимости от дозы витамина D реабсорбция может уменьшаться или увеличиваться), частично фиксируется костной матрицей, хотя витамин D при этом мало влияет на последний процесс. Стронций, несомненно, повышает фосфатазную активность эпифизарного хряща и образующейся кости и этим путем повышает активность матрицы, что является важным фактором ее жизнедеятельности. Нами выяснены только некоторые важные звенья обменных процессов в эпифизарном хряще и образующейся костной ткани, на которые действует стронций при повышенном его содержании в рационе (Ковальский, Блохина, Засорина, Никитина, 1968).

При избытке стронция возникают эндемические заболевания — уровская болезнь, хондродистрофии, хондроостеодистрофии, стронциевый рахит, ломкость костей. У животных и у людей наблюдается карликовый рост, короткорукость и коротконогость, короткопалость.

Изменения обмена в растущей кости и эпифизарном хряще при недостатке марганца и роль марганца в регуляции обмена в этих тканях нами изучались в связи с заболеванием птиц перозисом. При исследовании реакции организма на добавки марганца к рациону основной задачей являлось определение точек приложения марганца к обменным процессам в эпифизарном хряще и растущей кости (рис. 65, 66) (Ковальский, Дубинская, 1970а, б, 1971; Walker, 1961).

В эпифизарном хряще происходит развитие хрящевых клеток, накопление костного вещества и образование матрицы. В оптимальных концентрациях марганец повышает активность фосфатазы в эпифизарном хряще в период формирования кости. Деятельность фермента зависит от величины pH. По мнению ряда авторов, щелочная фосфатаза и марганец, как ее активатор, участвуют в транспорте продуктов обмена и в синтезе

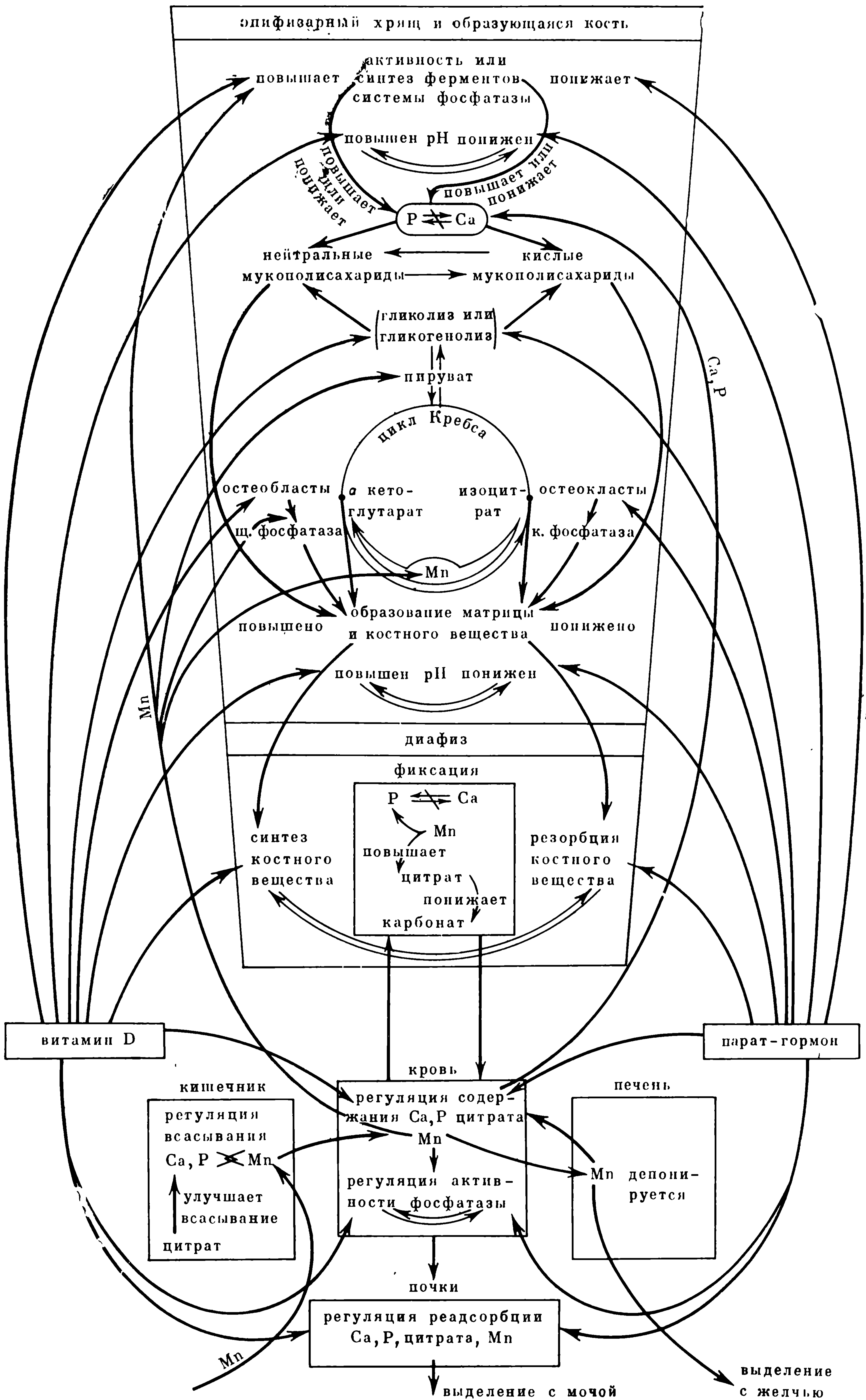


Рис. 65. Влияние марганца на некоторые обменные процессы в эпифизарном хряще и образующейся кости

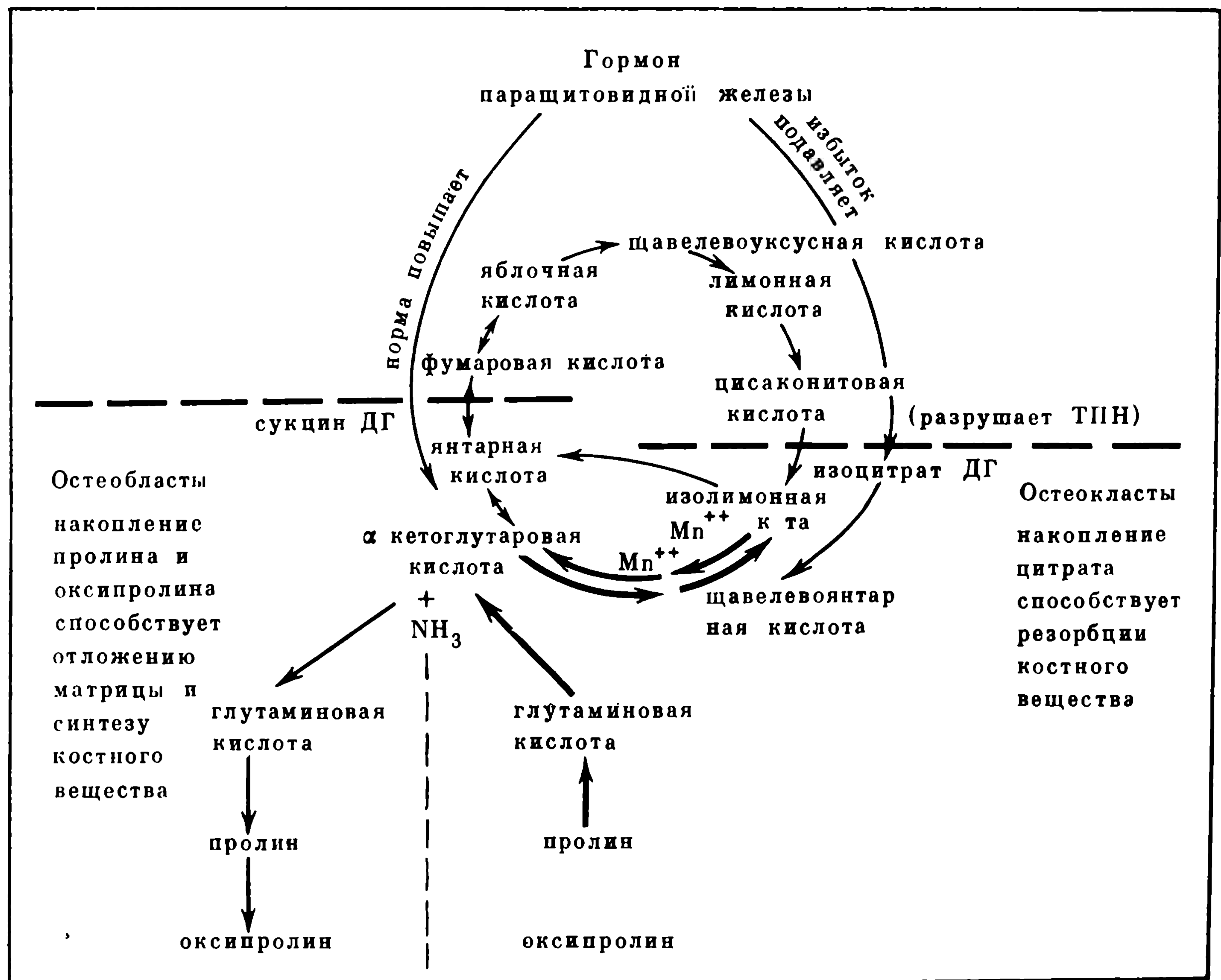


Рис. 66. Схема регуляции синтеза и резорбции костного вещества гормоном паращитовидной железы (Walker, 1961)

мукополисахаридов, которые в виде комплекса входят в состав коллагена и основного вещества кости.

Для образующейся кости характерны процессы резорбции хрящевых клеток и отложение фосфата кальция в местах врастания в кость кровеносных сосудов. Зона образующейся кости обогащена остеобластами, деятельность которых в определенной мере контролируется витамином Д и гормоном паращитовидной железы. Остеобласты играют секретирующую роль в образовании матрицы и отложении костного вещества. Они имеют развитый аппарат белкового синтеза, способны накапливать гликоген, характеризуются высокой активностью щелочной фосфатазы.

В костной ткани окисление углеводов связано с процессами гликолиза, или гликогенолиза, и последующим окислением пировиноградной кислоты в цикле Кребса. Марганец влияет на образование пировиноградной кислоты и ее окисление, так как он является активатором ферментов, регулирующих эти процессы (киназа фосфопировиноградной кислоты, оксалаткиназа, малатдегидрогеназа).

Волкер (Walker, 1961) считает, что в остеобластах цикл Кребса направлен в сторону большего образования α-кетоглутаровой кислоты, которая затем преобразуется в глутаминовую, пролин, оксипролин (последние входят в состав коллагена в количестве до 30%); в остеокластах — в обратную сторону, с преобладающим образованием изолимонной кислоты, которая способствует растворению костного вещества. Так как образование α-кетоглутаровой кислоты из изолимонной и активность цикла зависят от содержания марганца, то при его недостатке следует ожидать снижения остеобластической активности.

Высокое содержание марганца и активность фосфатазы в зоне образующейся кости можно рассматривать как факторы, усиливающие остеобластическую активность.

Рассмотренные примеры показывают, что исследование метаболитной судьбы металлов в организмах в зависимости от недостатка или избытка их во внешней среде, с точки зрения геохимической экологии определяет реальные связи, существующие в природе между организмами и геохимическими факторами среды. Таким образом, одной из задач геохимической экологии является определение основных точек приложения химических элементов среды к процессам обмена веществ, вызванных ими изменений обменных процессов и реакций целых организмов.

Экологическая сущность таких исследований заключается в том, что они раскрывают природу прямого действия на организмы металлов естественной среды путем исследований, приводимых на суборганизменном уровне (органы, ткани, клетки, субклеточный и молекулярный уровни). Эти исследования являются неотъемлемой и важной частью геохимической экологии. Они раскрывают физиологические и биохимические механизмы приспособляемости отдельных организмов внутри популяции к геохимическим условиям среды. Изучение этих вопросов дает новые представления о гетерогенности популяций, генетической и экологической ее природе.

II

БИОГЕОХИМИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

Глава 10

РЕГИОНЫ И СУБРЕГИОНЫ БИОСФЕРЫ

На основе данных геохимической экологии об изменчивости биогеохимических пищевых цепей разработаны принципы новой, наиболее комплексной системы биогеохимического районирования СССР (Ковальский — 1957, 1958, 1963, 1964, 1971). Такая система районирования основана на признании единства жизни и геохимической среды в биосфере и определении взаимодействия геохимических (естественных химических) факторов внешней среды и организмов, которое осуществляется в последовательных звеньях биогенной миграции химических элементов в биогеохимической пищевой цепи. Биогеохимическое районирование объединяет понятия геохимических провинций (Ферсман, 1931), почвенных зон (Докучаев, 1899, 1900, см. 1948) и провинций (Прасолов, 1939), биогеохимических провинций (Виноградов, 1938), геохимических ландшафтов (Полынов, 1946), биогеоценозов (Сукачев, 1964), климатических зон (Берг, 1938), а также медицинскую и ветеринарную географию биогеохимических эндемий, связав биологические реакции организмов не только коррелятивными, но и причинными зависимостями с количественным химическим составом внешней среды, который формируется под влиянием почвообразующих пород, почвообразовательных процессов и климата.

Важным этапом в разработке системы биогеохимического районирования явилось определение во внешней среде — в почвах, водах, а также в растениях, кормах, в пищевых продуктах или в суточных пищевых рационах — верхних и нижних пороговых концентраций химических элементов, выше или ниже которых нарушаются регуляторные механизмы обменных процессов в растительных или животных организмах. В приведенных в настоящей работе таблицах даны пределы концентрации наиболее важных микроэлементов в почвах и кормах, при которых могут нормально функционировать регуляторные маханизмы, и обмен веществ поддерживается в норме. Пределы концентраций (между нижними и верхними пороговыми границами), в которых нормально функционируют регуляторные процессы и сохраняется в норме обмен веществ, принимаются как соответствующие возможным изменениям потребности в минеральных элементах и микроэлементах при различных условиях (рис. 12).

Большой комплекс критериев, используемых при биогеохимическом районировании, определяет переход к биосферному уровню. При этом должны быть изучены формы взаимоотношений и слаженность свойств организмов и среды на различных уровнях организации жизни в биосфере (регионы и субрегионы биосферы, биогеохимические провинции, биогеоценозы, биоценозы, популяции, организмы, суборганизменные уровни),

а также биологические и химические механизмы адаптации организмов к условиям меняющихся звеньев биогеохимической пищевой цепи в связи с химической мозаичностью биосферы.

Пороговые концентрации химических элементов, определенные для почв, проявляются яснее, чем для кормов, пищевых продуктов и рационов. Но это относится только к пределам концентраций микроэлементов, в которых совершается нормальное регулирование процессов обмена веществ. За пределами верхних и нижних пороговых концентраций, влияние среды сказывается значительно сильнее. Именно в этих условиях появляются геохимические эндемии. Поэтому при известной чувствительности организмов эндемии человека наблюдаются иногда и в городах, несмотря на то, что местная пища, хотя и основная, ограничена ввозом продуктов из других мест.

Геохимические эндемии, как форму реакции организма на прямое действие недостатка или избытка химических элементов на растительный или животный организмы, изучает на только медицина, ветеринария или фитопатология, но и геохимическая экология, так как появление таких заболеваний может иметь в основе экологическую и генетическую гетерогенность популяций. Степень поражения животных или растений геохимическими эндемиями зависит не только от концентрации определенных химических элементов во внешней среде, но и от чувствительности организмов к действию геохимических факторов. Поэтому заболеванием поражается обычно только меньшая часть животных организмов популяции (3—20%), у некоторых организмов наблюдается специфическое нарушение обмена веществ (около 20—30% животных организмов), большая же часть не реагирует или мало реагирует на действие экстремальных геохимических условий. Но в случае сильно выраженных экстремальных воздействий химических элементов среды может увеличиваться число животных, заболевающих и с нарушенным обменом веществ, и уменьшаться — число здоровых. Таких переходных градаций по различным признакам в популяции может быть много в соответствии с характером гетерогенности и структуры популяции.

Необходимо уловить, открыть геохимические закономерности организации жизни и дифференциации живого вещества в биосфере, охватывая ее как единое целое, как единую экосистему. Пути к этому наметила геохимическая экология организмов. Видовая дифференциация живого вещества в биосфере, изученная с позиций геохимической экологии, позволила установить закономерности проявления пороговых концентраций химических элементов в среде (в почвах, растениях, кормах, рационах), в поглощении их организмами и возникновении определенных реакций организмов. Это открывает пути для физиологической дифференциации живого вещества в биосфере.

Живое вещество в пределах между верхними и нижними пороговыми концентрациями должно находиться в отношениях определенной слаженности со средой, в состоянии относительного равновесия, при котором сохраняется живое вещество, как жизнеспособная система в регионах и субрегионах биосферы. При этом действие химических элементов определяется не однозначной концентрацией, а значительным интервалом концентраций, при которых возможна нормальная регуляция обменных процессов. Этим характеризуется состояние гомеостаза, определяемое изменчивостью регуляторных процессов в организме, которые выражаются непостоянством химического состава организма и обмена веществ (Ковальский, 1941, 1965, 1972; Ковальский, Плетнева, 1948; Ковальский, Чулкова, 1951). Такая изменчивость процессов имеет гено- и фенотипические основы и показывает адаптивные возможности организмов и живого вещества, программированные и разрешенные генотипом.

За пределами нижних и верхних пороговых концентраций химических элементов, в экстремальных условиях геохимической среды, наблюдаются

биологические реакции организмов, здесь вероятно могут возникнуть мутации, может изменяться наследственная природа организма и при действии отбора появляются новые формы, с расширенными адаптивными возможностями.

Таким образом, верхние и нижние пороговые «границы» контролируют слаженность и относительную устойчивость обменных процессов в организмах, но не фиксируют их во всех случаях навсегда, открывая пути изменениям и эволюции организмов, их сообществ и живого вещества биосферы при действии экстремальных условий геохимической среды.

Биосфера — экологическая система, в которой разнообразие организмов и их сообществ находится в определенном взаимодействии со средой, как планетная экологическая система может быть изучена при условии деления ее на таксоны биосферы — экологические системы меньшего объема. Основой такого деления биосферы могут быть регионы биосферы — биогеохимические почвенно-климатические зоны, в пределах которых зональные признаки разнообразия среды и организмов ограничены по сравнению с экологической системой целой биосферы (Ковальский, 1957, 1960б, 1963, 1969, 1971).

Регионы биосферы, характеризующиеся биогеохимической мозаичностью, могут быть разделены, по принципу географической непрерывности, на субрегионы, имеющие определенные биогеохимические признаки и являющиеся биогеохимическими провинциями. Они переходят одна в другую, имея то более, то менее определенные границы.

Биогеохимическая характеристика субрегионов предопределяет биогеохимическую классификацию биогеоценозов — экологических элементарных единиц биосферы (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Наряду с этим, важное значение имеют экологические элементарные единицы биогеоценозов — популяции, как формы существования вида, и организмы, как единицы, раскрывающие морфологическую, физиологическую, биохимическую и генетическую гетерогенность популяций.

Суборганизменные уровни жизни должны исследоваться экологией, как пути определения молекулярных механизмов адаптаций.

Регионы биосферы делятся на субрегионы — зональные биогеохимические провинции, в которых комбинируются признаки зон по концентрациям, соотношениям химических элементов и биологическим реакциям,— и азональные, признаки которых не соответствуют характеристике зон. Они, как правило, образуются над рудными телами при рассеянии концентрированных в них химических элементов, в бессточных районах, в районах вулканизма.

Нами составлена на основе почвенной карты схематическая карта биогеохимических зон и провинций СССР (рис. 67). На этой карте даны различия и приведены характеристики биогеохимических зон и провинций и их размещение на территории СССР, выделены районы характерных изменений обмена веществ и распространения ряда эндемических заболеваний человека и животных, а также районы обостренного естественного отбора под влиянием недостатка или избытка микроэлементов.

Возможность существования биогеохимических провинций была показана А. П. Виноградовым (1938, 1949). Им было впервые начато изучение провинций уровской болезни и эндемического зоба. Основы биогеохимического районирования, представления о регионах биосферы, понятие о биогеохимических зонах, как регионах биосферы и биогеохимических провинциях, как субрегионах биосферы, разработаны биогеохимической лабораторией (Ковальский, 1957, 1958, 1958а, 1960, 1963а, б, 1964, 1967, 1968а, б, 1969, 1971).

Представление о биогеохимических провинциях, как о изолированных территориях, эволюционировало в географическое понятие непрерывных изменений геохимической среды и проявлений жизни, обмена веществ в организмах. Это и послужило основным стимулом к разработке системы

Таблица 28

Характеристика регионов биосферы (биогеохимических зон) по содержанию микроэлементов в почвах и по реакциям организмов на их недостаток или избыток

Регионы биосферы — биохимические зоны *	Элемент	Число исследованных образцов	Среднее содержание	Пределы содержания микроэлементов, в %		
				недостаточное (нижняя пороговая концентрация)	нормальное	избыточное (верхняя пороговая концентрация)
				процент образцов почв **	процент образцов почв **	процент образцов почв **
Co			$n \cdot 10^{-4}$%	<2—7·10^{-4}%	7—30·10^{-4}%	>30·10^{-4}%
1		552	5,9	73,2	25,9	0,9
2		47	11,5	4,2	95,8	—
3		304	12,9	26,4	68,7	4,9
4		1198	6,9	52,2	47,7	0,1
5		198	11,7	30,9	65,6	3,5
6		101	—	—	38,6	61,4
	±σ	±m	t			
1	4,83	0,21	15,0	Акобальтозы, лизухи, анемии, гипо- и авитаминозы B_{12}; усиление эндемии зоба	В пределах нормальной регуляции функций	Может угнетаться синтез витамина B_{12}
2	2,25	0,33	2,6			
3	7,35	0,42	—			
4	1,84	0,053	14,3			
5	5,90	0,42	2,0			
Cu			$n \cdot 10^{-4}$%	<6—15·10^{-4}%	15—60·10^{-4}%	>60·10^{-4} %
1		1119	16,5	70,2	27,2	2,6
2		58	28,9	25,8	72,4	1,8
3		342	30,3	19,2	75,8	5,0
4		1275	28,5	12,2	85,5	2,3
5		292	31,6	28,1	59,5	12,4
6		108		0,9	12,0	87,1
	±σ	±m	t			
1	15,0	0,43	12,4	Анемии, лизухи, заболевания костной системы; эндемическая атаксия при избытке Mo и SO_4^{2-}. Полегание и невызревание злаков, невызревание плодовых деревьев	В пределах нормальной регуляции функций	Анемия, гемолитическая желтуха, поражение печени. Хлорозы растений
2	16,2	2,1	0,4			
3	19,3	1,04	—			
4	6,7	0,19	1,9			
5	13,8	0,82	1,5			
Mn			$n \cdot 10^{-2}$%	до 4·10^{-2}% (?)	4—30·10^{-2}%	>30·10^{-2}%
1		463	7,5	27,2	71,9	0,9
2		77	10,4	22,1	75,3	2,6
3		368	6,8	28,3	70,9	0,8
4		386	7,0	21,8	77,7	0,5
5		335	11,7	15,2	79,7	5,1

Таблица 28 (продолжение)

Регионы биосферы — биохимические зоны *	Элемент	Число исследованных образцов	Среднее содержание	Пределы содержания микроэлементов, в %		
				недостаточное (нижняя пороговая концентрация)	нормальное	избыточное (верхняя пороговая концентрация)
				процент образцов почв **	процент образцов почв **	процент образцов почв **
	±σ	±m	t			
1	3,3	0,15	3,0	Заболевания костной системы; возможно усиление зоба. Хлороз и некроз кукурузы, желтуха сахарной свеклы	В пределах нормальной регуляции функций	Возможно токсическое действие на растения в условиях кислых почв
2	6,4	0,73	4,7			
3	3,5	0,19	—			
4	3,4	0,18	0,8			
5	6,9	0,37	12,0			
Zn			$n\cdot10^{-3}\%$	до $3\cdot10^{-3}\%$	$3-7\cdot10^{-3}\%$	$>7\cdot10^{-3}\%$
1		218	3,8	48,6	43,1	8,3
2		69	5,1	53,6	24,7	21,7
3		512	8,7	9,0	25,2	65,8
4		958	8,0	12,0	11,9	76,1
5		170	6,7	24,1	32,9	43,0
	±σ	±m	t			
1	1,8	0,12	29,0	У человека и животных задержка роста, развития, гипогонадизм. У животных поражение слизистых оболочек, кожи, костного скелета. Заболевание растений: хлороз, мелколистность (злаки, овощные и плодовые)	В пределах нормальной регуляции функций	Морфологическая изменчивость растений
2	2,8	0,38	9,0			
3	2,6	0,12	—			
4	3,8	0,12	4,1			
5	3,6	0,27	6,7			
Mo			$n\cdot10^{-4}\%$	до $1,5\cdot10^{-4}\%$	$1,5-4\cdot10^{-4}\%$	$>4\cdot10^{-4}\%$
1		262	1,9	55,3	37,1	7,6
2		128	1,2	64,2	35,0	0,8
3		332	2,7	38,9	39,8	21,3
4		173	3,3	20,2	47,3	22,5
5		234	2,9	38,9	37,2	23,9
6		67				100,0
	±σ	±m	t			
1	1,2	0,07	8,0	Заболевания растений (клевер)	В пределах нормальной регуляции функций	Симптомы подагры у человека, молибденовый токсикоз у животных
2	0,63	0,06	16,3			
3	1,29	0,07	—			
4	0,73	0,06	6,5			
5	1,1	0,06	2,0			

Таблица 28 (продолжение)

Регионы биосферы — биохимические зоны *	Элемент	Число исследованных образцов	Среднее содержание	Пределы содержания микроэлементов, в %		
				недостаточное (нижняя пороговая концентрация)	нормальное	избыточное (верхняя пороговая концентрация)
				процент образцов почв **	процент образцов почв **	процент образцов почв **
B			$n \cdot 10^{-4}$%	<3—6·10^{-4}%	6—30·10^{-4}%	>30·10^{-4}%
1		175	10,2	49,7	44,1	6,2
2		19	14,7	15,8	79,2	5,0
3		103	31,3	31,1	28,3	40,6
4		489	93,8	1,2	11,2	87,6
5		93	47,1	15,1	42,9	42,0
	±σ	±*m*	*t*			
1	7,7	0,58	8,0	Заболевания растений: отмирание точки роста стебля, корня; гниль сердечка свеклы, побурение цветной капусты, сердцевины брюквы	В пределах нормальной регуляции функций	Борные энтериты у животных и человека. Заболевания растений
2	8,45	1,94	5,0			
3	26,2	2,57	—			
4	25,1	1,13	22,1			
5	38,6	4,0	3,4			
Sr			$n \cdot 10^{-2}$		до 6·10^{-2}%	6—10·10^{-2}%
1		173	3,2		86,6	13,4
2		9	1,0		100,0	—
3		787	0,9		99,7	0,3
4		215	8,2		52,5	47,5
5		33	2,6		97,0	3,0
6а		52	6,8		34,6	65,4
	±σ	±*m*	*t*			
1	1,75	0,13	17,7		В пределах нормальной регуляции функций	Хондро- и остеодистрофии; «Уровская» болезнь; рахиты детей; ломкость костей у животных; может быть наследственная хондродистрофия. Морфологическая изменчивость растений
2	0,74	0,25	0,4			
3	0,50	0,02	—			
4	0,89	0,27	27,0			
5	1,49	0,27	6,3			
6а	3,20	0,44	13,4			
I			$n \cdot 10^{-4}$%	<2,5·10^{-4}%	5—40·10^{-4}%	>40·10^{-4}%
1		296	2,4	86,6	13,4	
2		9	4,3	77,7	22,3	
3		49	3,4	77,6	22,4	
4		31	3,2	80,6	19,4	
5		88	2,4	95,0	5,0	
6б		18	24,8	22,2	50,0	27,8

Таблица 28 (окончание)

Регионы биосферы — биогеохимические зоны *	Элемент	Число исследованных образцов	Среднее содержание	Пределы содержания микроэлементов, в %		
				недостаточное (нижняя пороговая концентрация)	нормальное	избыточное (верхняя пороговая концентрация)
				процент образцов почв **	процент образцов почв **	процент образцов почв **
	$\pm\sigma$	$\pm m$	t			
1	1,07	0,06	4,0	Эндемический зоб; эндемия может усиливаться при несбалансированности йода с другими элементами (Co, Mn, Cu)	В пределах нормальной регуляции функций	Возможно ослабление синтеза I — соединений щитовидной железы
2	2,38	0,79	1,1			
3	1,68	0,24	—			
4	1,40	0,26	0,6			
5	1,27	0,14	2,9			

* В графе «Регионы биосферы — биогеохимические зоны» цифрами обозначены: *1* — таежно-лесная нечерноземная; *2* и *3* — лесостепная и степная черноземная; *4* — сухостепная, полупустынная и пустынная; *5* — горные почвы; *6* — почвы рудных провинций (*6а* — почвы пойм рек; *6б* — почвы Кура-Араксинской провинции Армянской ССР).

** В скобках показан процент встречаемости указанных признаков среди образцов исследованных почв. Географическая неравномерность изученности почв позволяет правильно оценить характеристику зон при условии учета первичных материалов и биометрической обработке их с вычислением t — критерия, позволяющего судить о принадлежности средних арифметических к различным вариационным рядам, $\pm\sigma$ — среднего квадратичного отклонения, $\pm m$ — средний квадратичной ошибки.

биогеохимического районирования, основанного на делении биосферы на регионы и субрегионы, охватывающие биосферу как целое. Биогеохимические провинции (субрегионы биосферы), как и зоны, иногда отделяются друг от друга резкими границами, но обычно постепенными переходами.

Понятие о пороговых (критических) концентрациях химических элементов во внешней среде имеет биогеохимический (не только физиологический) смысл, который конкретизируется при рассмотрении критических концентраций и их биологической роли в условиях географических изменений геохимической среды.

Биогеохимические зоны (регионы биосферы) и исследованные провинции СССР (субрегионы биосферы). Ниже мы приводим краткую характеристику биогеохимических зон, приведенных в табл. 28.

Таежно-лесная нечерноземная зона (карта — рис. 67, *1*). Биологические реакции организмов в этой зоне определяются недостатком кальция, фосфора, калия, кобальта (73%) [1], меди (70%), йода (80%), молибдена (55%), бора (50%), цинка (49%), достатком марганца (72%), относительным избытком стронция (15%), особенно в поймах рек.

Почвы здесь кислые дерново-подзолистые, подзолистые, супесчаные, песчаные, торфяно-болотные, пески.

Для характеристики биогеохимических зон по содержанию микроэлементов в растениях удобно пользоваться средними укосами пастбищных трав, так как при этом сохраняется естественное соотношение между отдельными видами, могущими в различной степени концентрировать химические элементы.

Содержание и соотношение микроэлементов в пастбищной траве таежно-лесной нечерноземной зоны близко к следующим величинам (в среднем):

[1] Процент встречаемости указанных признаков среди образцов исследованных почв.

	J	Co	Mo	Cu	Zn	Mn	Fe
Количество микроэлементов в *мг/кг* сухого вещества растений	0,10	0,25	1,03	5,5	20	70	100
Соотношение с J	1	2,5	10,0	55	200	700	1000

Лесостепная, степная черноземная зона (рис. 67, *5*) включает серые лесные почвы. Биологические реакции организмов определяются достаточным количеством кальция, кобальта (96—77%), соответственно для серых лесных и черноземных почв), меди (72—76%), марганца (75—71%), иногда недостатком подвижного марганца, сбалансированностью йода, цинка, молибдена с другими элементами, иногда недостатком калия, редко — бора, часто — фосфора.

Содержание и соотношение микроэлементов в пастбищных растениях черноземной зоны близки к следующим величинам (средние):

	J	Co	Mo	Cu	Zn	Mn	Fe
Количество микроэлементов в *мг/кг* сухого вещества растений пастбищ	0,2	0,32	0,92	6,2	24	50	200
Соотношение с J	1	1,6	4,6	30	120	250	1000

Черноземная зона наиболее благополучна по содержанию и соотношению микроэлементов в почвах и растениях.

В этой зоне обычно не встречаются биологические реакции, характерные для других зон. Эндемическое увеличение щитовидной железы и зоб встречаются иногда на серых лесных почвах, часто в поймах рек и на выщелоченных черноземах.

Важно отметить, что пойменные почвы, по-видимому, независимо от зоны имеют некоторые общие черты по содержанию и соотношению в них микроэлементов. Микроэлементы в растениях пойменных пастбищ характеризуются величинами (средние):

	J	Co	Mo	Cu	Zn	Mn	Fe
Количество микроэлементов, в *мг/кг* сухого вещества растений	0,16	0,21	0,58	5,5	12	70	170
Соотношение с J	1	1,3	3,6	34	75	440	1062

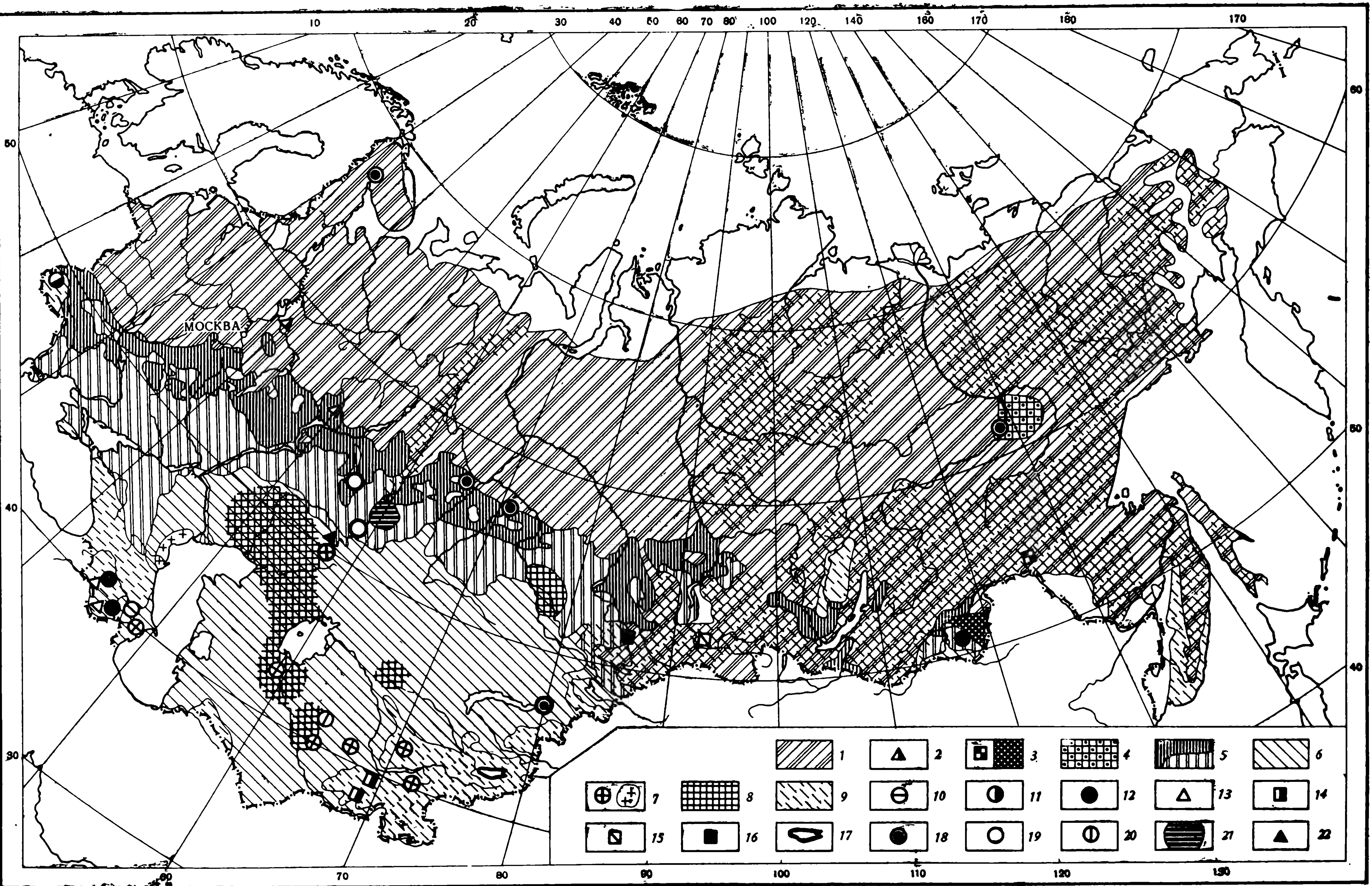
Подкормка высокопродуктивных животных солями микроэлементов, солями йода (в местах распространения эндемии зоба) дает положительный эффект.

Сухостепная, пустынная, полупустынная зона (рис. 67, *6*). Биологические реакции определяются здесь повышенным содержанием сульфатов, бора (88%), цинка (76%), часто — стронция (47%), относительно высоким — молибдена — (более 40%), относительно низким — йода (80%), меди (около 40%) и иногда кобальта (52%), в некоторых пустынных районах — избытком нитритов и нитратов (возможна эндемия матгемоглобинемии).

Соотношение и содержание микроэлементов в пастбищах этой зоны характеризуются следующими величинами (в среднем):

	J	Co	Mo	Cu	Zn	Mn	Fe
Количество микроэлементов в *мг/кг* сухого вещества растений	0,23	0,73	2,44	5,7	17	40	450
Соотношение с J	1	3,2	10,6	25	74	170	1956

Здесь на 1 часть йода приходится 3,2 части кобальта. Такое относительно высокое содержание кобальта может в некоторых случаях оказать тормозящее действие на функцию йода. Высокое содержание молиб-



МОСКВА
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

дена по отношению к меди (на 1 часть меди приходится около 0,43 части молибдена, иногда даже 1,0, тогда как в черноземной зоне — 0,15, в нечерноземной — 0,19) может быть причиной нарушений обмена меди, что наблюдается при эндемической атаксии. В сене отношение молибдена к меди также смещено в этих условиях и равно в среднем около 0,5, тогда как для нечерноземной и черноземной зон оно равно соответственно 0,04 и 0,16.

Отношение цинка к меди в пастбищных растениях черноземной (равно 3,9) и нечерноземной (3,6) зон является, вероятно, более благоприятным для животных по сравнению с сухостепной, полупустынной, пустынной зоной, где оно понижено (около 3), и особенно речных пойм (2,2).

Почвы нейтральные и щелочные — бурые, пустынно-степные, светло-каштановые, солонцеватые, солончаковые, солонцы, песчаные, лугово-степные.

Горные зоны (рис. 67, *9*) на различных высотах имеют различную биогеохимическую характеристику. Биологические реакции разнообразны и определяются изменчивыми концентрацией и соотношением многих химических элементов, недостатком йода (95%) и иногда недостатком кобальта (31%), меди (28%), цинка (24%), избытком в некоторых случаях молибдена, кобальта, меди, свинца, цинка, стронция и других элементов. Почвы горные, разнообразные.

Сравнение различных биогеохимических зон по встречаемости почв с недостаточным, нормальным или избыточным содержанием (в % к числу исследованных) позволяет выявить характерные особенности зон (Ковальский, Андрианова, 1970).

Кобальт и медь (рис. 68) в почвах таежно-лесной нечерноземной зоны в большинстве случаев (около 70%) содержатся, в среднем, в недостаточном количестве и в 25% случаев — в норме. Сухостепная, полупустынная, пустынная зона характеризуется относительно низким числом образцов почв с нормальным содержанием кобальта (около 50% случаев).

Характеристики различных зон по количеству образцов почв с недостатком, нормальным содержанием или избытком марганца обнаруживают большое сходство (см. рис. 68).

Высокое число образцов (см. рис. 68) с избыточным содержанием цинка характерно для сухостепной, полупустынной, пустынной зоны и для черноземных почв (от 60 до 80% образцов от числа исследованных). Почвы таежно-лесной нечерноземной зоны в 50% случаев характеризуются недостаточным содержанием цинка. Почвы с нормальным содержанием цинка чаще встречаются в нечерноземной зоне (около 45%), реже — в сухостепной, полупустынной, пустынной зоне (около 10%). Наибольшее

Рис. 67. Схематическая карта биогеохимического районирования СССР

I — Биогеохимические зоны (регионы биосферы) и зональные провинции (зональные субрегионы биосферы). *1—4* — таежно-лесная нечерноземная зона [провинции: *1* — бедные кобальтом, бедные медью, йодом, бедные медью и кобальтом, бедные кальцием и фосфором, *2* — бедные йодом и кобальтом, *3* — обогащенные стронцием, бедные кальцием, *4* — с нормальным содержанием меди и кобальта, а также обогащенные бором и стронцием на мерзлотных почвах (азональные провинции)]. *5* — лесостепная и степная черноземная зона (на серых лесных и пойменных почвах встречаются провинции, бедные йодом). *6—8* — сухостепная, полупустынная, пустынная зона (провинции: *7* — с относительно недостаточным содержанием меди, избыточным — молибдена и сульфатов; *8* — богатые бором; встречаются провинции, бедные йодом. *9* — горные зоны (встречаются провинции, бедные кобальтом; бедные медью, бедные кальцием, распространены провинции, бедные йодом).

II — азональные провинции (азональные субрегионы биосферы). Провинции: *10* — богатые кобальтом; *11* — бедные йодом и марганцем; *12* — богатые свинцом; *13* — богатые молибденом; *14* — богатые стронцием и кальцием; *15* — обогащенные селеном; *16* — с нарушенным соотношением меди, молибдена, свинца; *17* — обогащенные ураном; *18* — с избытком фтора; *19* — обогащенные медью; *20* — с нарушенным обменом меди; *21* — богатые никелем, магнием, стронцием, бедные кобальтом, марганцем; *22* — богатые никелем

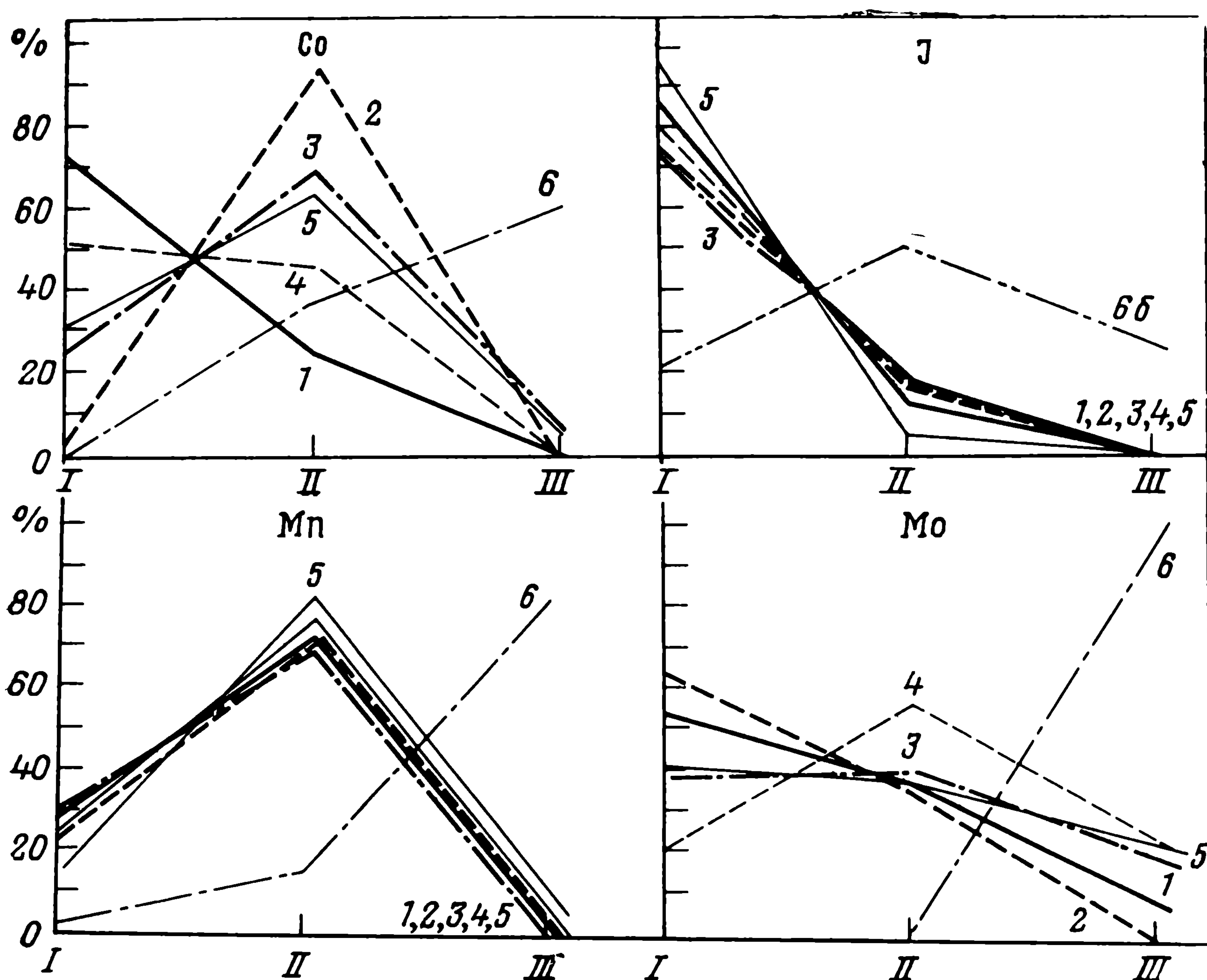


Рис. 68. Встречаемость образцов почв с недостаточным, нормальным или избыточным содержанием Co, Cu, Mn, Zn, Mo, B, Sr и J в различных биогеохимических зонах и провинциях

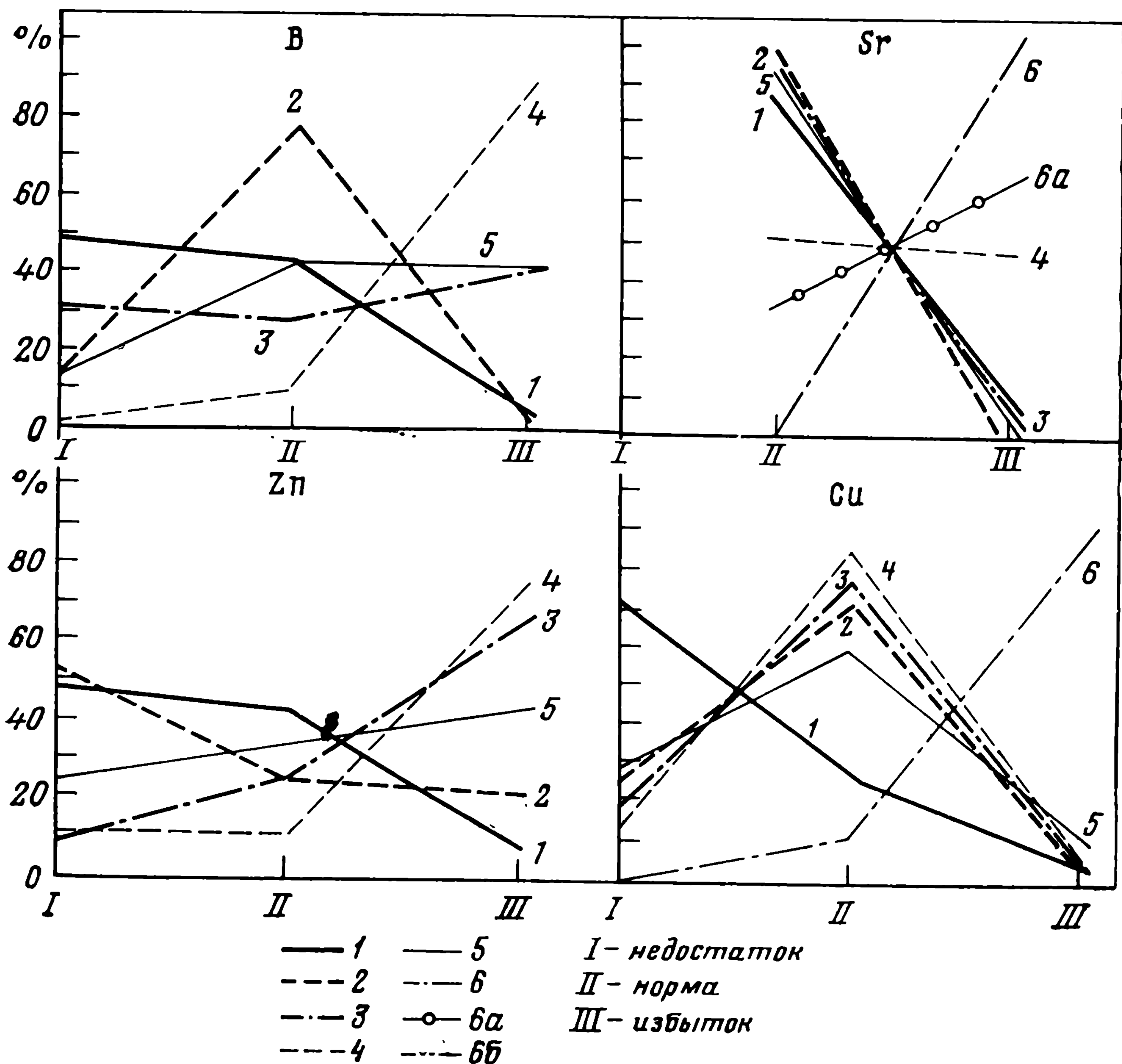
1—5 — биогеохимические зоны: *1* — таежно-лесная нечерноземная, *2—3* — лесостепная и степная черноземная, *4* — сухостепная, полупустынная и пустынная, *5* — горные. Почвы: 6 — рудных провинций, *6а* — пойм рек, *6б* — Куро-Араксинской провинции

число образцов почв с недостатком молибдена обнаружено в таежно-лесной нечерноземной зоне, наименьшее — сухостепной, полупустынной, пустынной зоне (см. рис. 68). Наибольший процент встречаемости почв с нормальным содержанием бора характеризует серые лесные почвы, а с избытком — сухостепной, полупустынной и пустынной зоны. Избыточное содержание в почвах стронция чаще наблюдается в почвах сухостепной, полупустынной, пустынной зоны и во всех зонах в почвах речных пойм.

Большой процент почв с недостаточным содержанием йода (78—85%, даже 95%) характеризует все зоны и пойменные почвы, но такое заключение еще мало обосновано, так как литературные данные противоречивы и малочисленны (см. рис. 68).

Приведенные данные по содержанию в почвах кобальта, меди, цинка, марганца, молибдена, бора и стронция достаточны для обоснования заключения о характерных особенностях, присущих регионам биосферы.

Характеристика регионов биосферы — биогеохимических зон по содержанию химических элементов в растениях различных семейств может быть представлена только кратко в связи с отсутствием необходимых фактических данных. Но даже материал, которым мы располагаем, представляет в этом отношении большой интерес. При сравнении растений ряда изученных семейств, собранных в таежно-лесной нечерноземной зоне и в условиях сухостепной, полупустынной, пустынной зоны, по средней концентрации в них кобальта легко установить закономерное, более высокое содержание его в растениях сухостепной, полупустынной, пустынной зоны. Создается впечатление, что кобальт не может являться (рис. 69) признаком таксономическим, характеризующим семейства. Его средний уровень в изученных семействах — признак экологический, хотя среднее со-



держание кобальта в растениях семейства лютиковых дает обратные соотношения. Кобальт концентрируется сильнее всего в среднем растениями семейств розановых, зонтичных, сложноцветных и гречишных условиях сухостепной, полупустынной, пустынной зоны. Минимальное его содержание, в среднем, наблюдается в нечерноземной зоне у растений семейств маревых и сложноцветных.

Среднее содержание цинка в растениях различных изученных семейств тех же двух зон характеризуется обратной зависимостью по сравнению с кобальтом, уровень этого элемента всегда выше в растениях таежно-лесной нечерноземной зоны (рис. 70). Содержание цинка в растениях тех же семейств черноземной зоны занимает промежуточное положение. Исключение составляют пасленовые. Очевидно и в этом случае экологические условия биогеохимических зон сильнее сказываются на способности растений концентрировать цинк, чем систематическое положение. В нечерноземной зоне маревые растения, по средним данным, являются лучшими концентраторами цинка.

Растения различных семейств по содержанию меди не дают ясной экологической зависимости от условий зон (рис. 71). Содержание в них меди является близким к средним значениям. По способности концентрировать медь в нечерноземной зоне выделяются семейства губоцветных, маревых, пасленовых и, особенно, зонтичных, а в сухостепной, полупустынной, пустынной зоне — пасленовых.

Молибден дает четкую закономерность: растения всех изученных семейств сухостепной, полупустынной, пустынной зоны содержат в среднем больше молибдена, чем в других зонах (рис. 72). Наиболее выраженными концентраторами этого элемента по средним данным, являются злаки и бобовые растения.

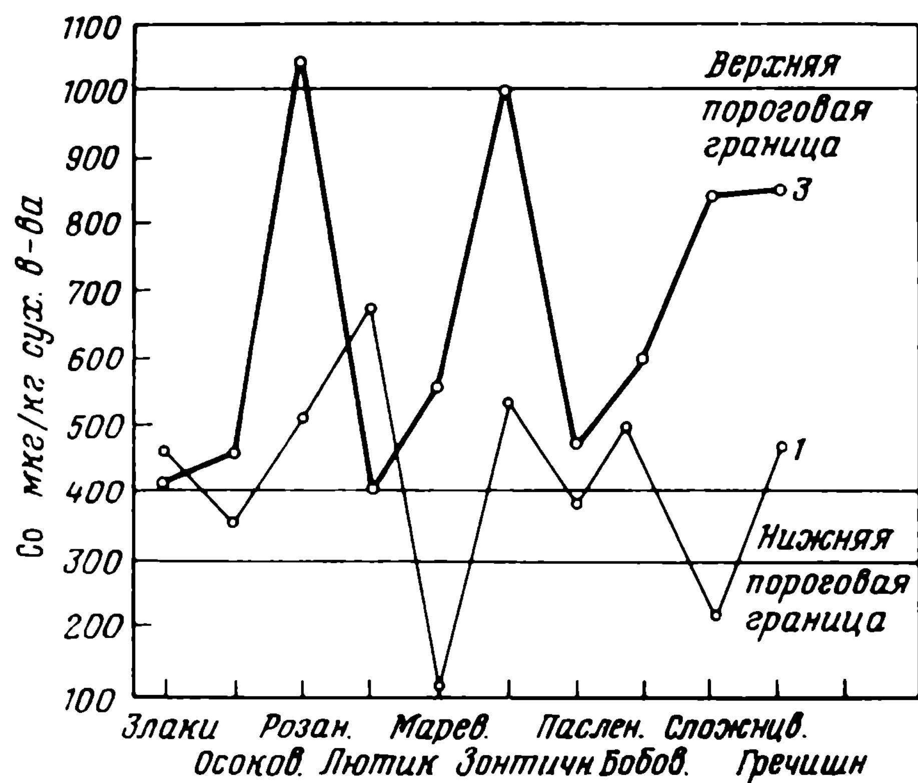
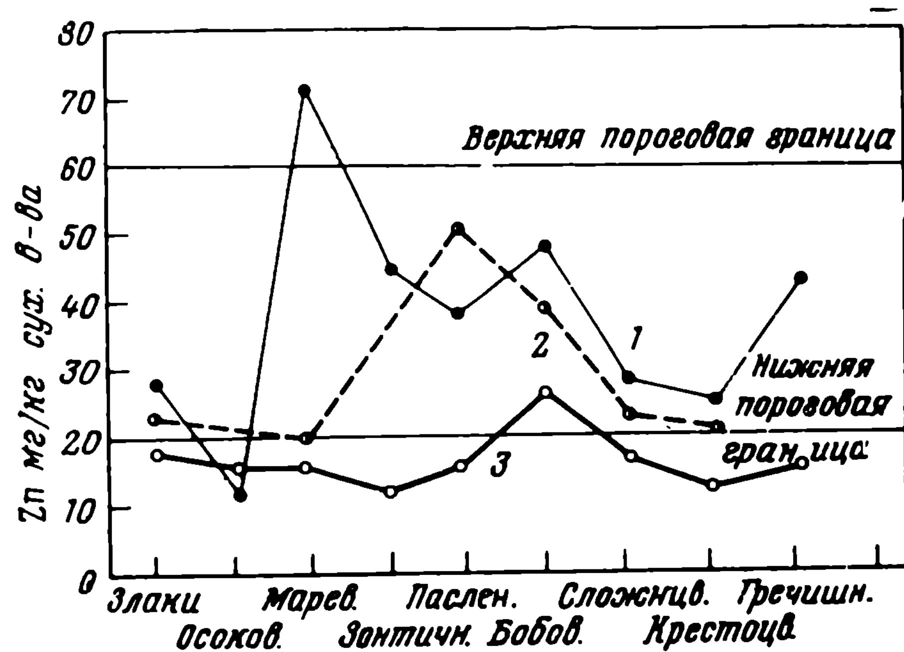


Рис. 69. Характеристика биогеохимических зон по концентрированию кобальта растениями различных семейств

Зоны: *1* — таежно-лесная нечерноземная; *2* — черноземная; *3* — сухостепная, полупустынная, пустынная зона; *4* — поймы рек



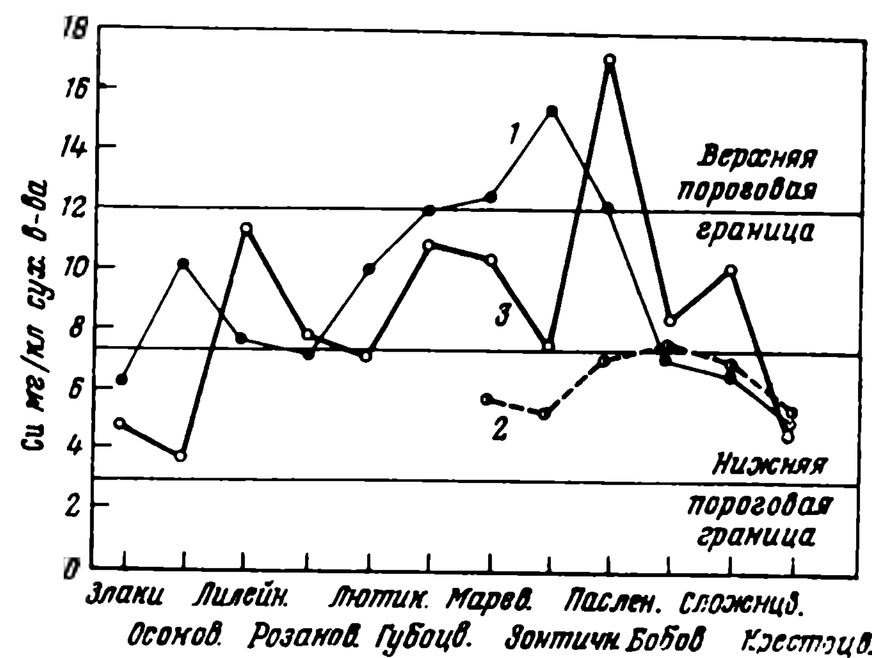
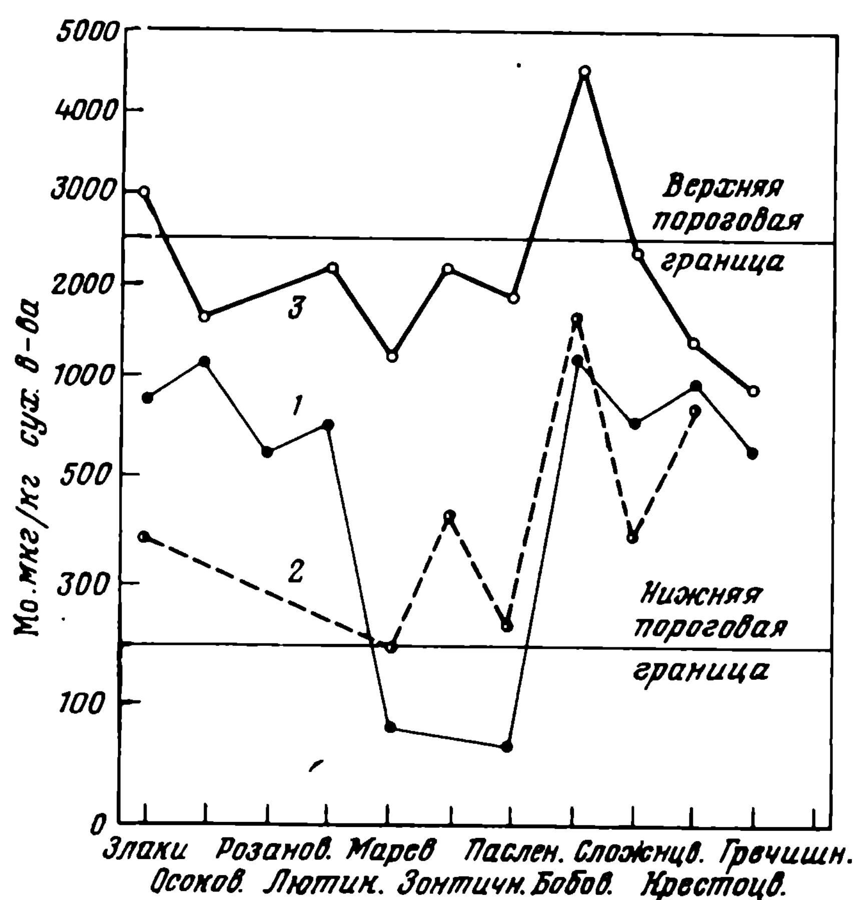


Рис. 70. Характеристика биогеохимических зон по концентрированию цинка растениями различных семейств. Усл. обозначения см. рис. 69

Рис. 71. Характеристика биогеохимических зон по концентрированию меди растениями различных семейств. Усл. обозначения см. рис. 69



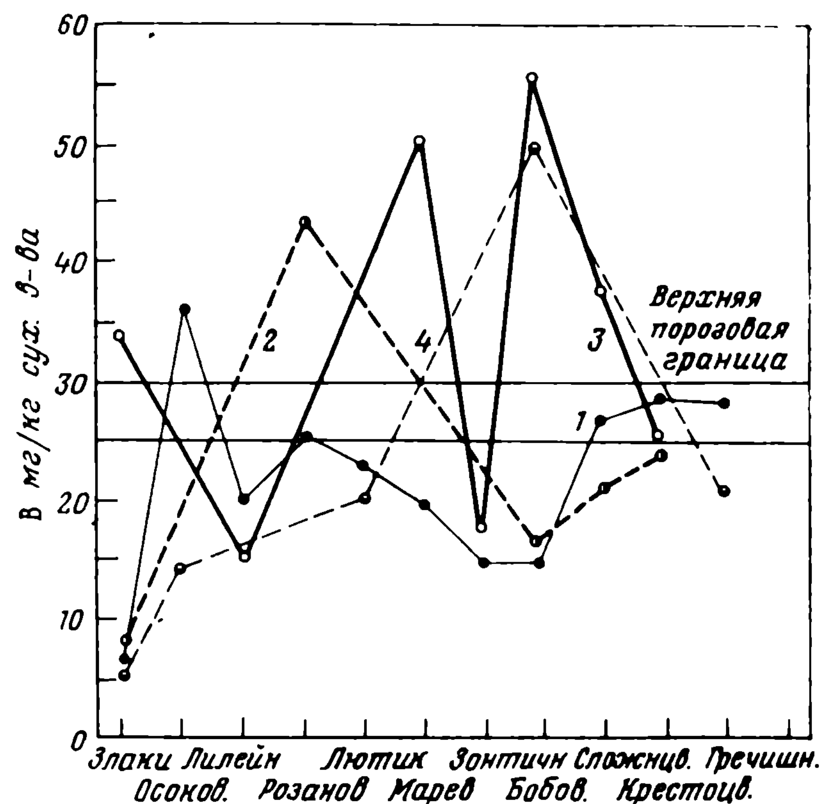


Рис. 72. Характеристика биогеохимических зон по концентрированию молибдена растениями различных семейств. Усл. обозначения см. рис. 69

Рис. 73—74. Характеристика биогеохимических зон по концентрированию бора растениями различных семейств. Усл. обозначения см. рис. 69

Наиболее высокое содержание бора в растениях различных семейств наблюдается в условиях черноземной зоны (сем. розановых) и сухостепной, полупустынной, пустынной зоны, особенно у маревых и бобовых (рис. 74).

Приведенные характеристики регионов биосферы по среднему содержанию в растениях ряда семейств некоторых микроэлементов показывают, что при этом имеют важное значение экологические условия зон: именно они, в основном, а не систематическое положение, определяют в большой степени способность растений концентрировать металлы.

Все же некоторые семейства дают максимумы содержания определенных металлов в различных изученных зонах, например, молибден во всех зонах содержится в наибольшем количестве у бобовых. Х. Т. Виноградова (1954) считала молибден таксономическим признаком бобовых. Это подтверждается и нашими экологическими исследованиями.

Без учета экологических условий трудно оценить значение химического элементарного состава растений в их систематике. Для решения этих вопросов недостаточно основываться на среднем химическом элементарном составе организмов. Индивидуальное изучение состава растений показывает высокую внутрипопуляционную изменчивость их, которая часто перекрывает «систематические признаки». При биогеохимическом изучении зон и провинций должны учитываться специфические адаптации организмов к условиям среды.

Регионы биосферы, как биогеохимические зоны, в пределах СССР характеризуются различным содержанием химических элементов в почвах, растениях и различными преобладающими биологическими реакциями организмов на изменчивость геохимической среды жизни. Необходимо дальнейшее исследование регионов биосферы с целью выявления их новых характерных различий (баланс химических элементов и энергии, круговорот элементов, геохимическая энергия организмов), так как регионы биосферы несомненно являются важными структурными частями биосферы, в которых организация экосистем достигает высокого уровня. Путем объединения экосистем регионов биосферы могут быть охарактеризованы закономерности строения биосферы, как единой экосистемы. С другой стороны, рассмотрение регионов биосферы позволяет охарактеризовать зональные и азональные субрегионы — биогеохимические провинции и на этой основе может быть дана классификация биогеоценозов.

Субрегионы биосферы — зональные биогеохимические провинции

В таежно-лесной, нечерноземной зоне (рис. 67) распространены провинции, бедные кобальтом, медью, йодом, одновременно бедные медью и кобальтом, а также кальцием и фосфором; хотя здесь и встречаются провинции с нормальным содержанием меди и кобальта, но они не характерны для нечерноземной зоны; встречаются провинции: одновременно бедные йодом и кобальтом; обогащенные стронцием и бедные кальцием; обогащенные стронцием, с нормальным содержанием меди и кобальта, например, в Центральной Якутии, в Кировской обл. Торфяно-болотные почвы хотя и содержат относительно много меди и йода, но эти элементы мало усваиваются растениями, так как прочно связаны с органическими соединениями торфяных почв.

Нечерноземная зона неоднородна по содержанию в почвах меди, кобальта, йода и кальция. В этой зоне имеются районы, где в почвах содержится достаточное количество химических элементов, но встречаются и районы, чрезвычайно ими бедные. Так, в Ярославской, Ивановской, Костромской, Горьковской и ряде других областей (Ковальский, Гололобов, 1957), а также в Латвийской ССР (Пейве, 1956, 1958, 1960) в опесчаненных или торфяно-болотных почвах содержание кобальта часто сни-

жается в 10 раз, меди — даже в 100 раз, йода — в 10, иногда в 100 и больше раз, а в дерново-подзолистых может быть выше средних величин для нечерноземной зоны. В зависимости от этого содержание микроэлементов в кормах может быть низким или достаточным, удовлетворяющим потребность сельскохозяйственных животных. Например, в средней пробе пастбищных растений, взятой на дерново-подзолистой супесчаной или суглинистой почве, содержится $2{,}4 \cdot 10^{-5}\%$ кобальта и $6{,}2 \cdot 10^{-4}\%$ меди, а на слабо дерново-подзолистой, сильно опесчаненной — $5 \cdot 10^{-6}\%$ кобальта и $7{,}2 \cdot 10^{-5}\%$ меди. В первом случае у животных могут не наблюдаться заболевания, вызываемые недостатком кобальта и меди в кормах, а во втором — эти заболевания сильно выражены. То же касается и содержания йода в пастбищных растениях нечерноземной зоны. В одних районах содержание йода в средних пробах растений достигает $3{,}8 \cdot 10^{-5}\%$, а в других — меньше миллионных долей процента. В первом случае животные не страдают от недостатка йода, во втором — у них наблюдается увеличение щитовидной железы.

Накопление микроэлементов растениями зависит также от вида растения, его природы, а иногда и от корневой системы, простирающейся в глубоких слоях почвы, из которых растение поглощает некоторые микроэлементы. Бобовые растения (клевер, вика, люцерна, мышиный горошек) содержат от $2{,}4 \cdot 10^{-5}$ до $5{,}2 \cdot 10^{-5}\%$ кобальта, а злаковые (полевица, тимофеевка, белоус, мятлик, костер и др.) от $8 \cdot 10^{-6}$ до $2{,}6 \cdot 10^{-5}\%$ (в пересчете на сухое вещество). Отдельные виды разнотравья по содержанию кобальта подходят ближе к злаковым или бобовым растениям. В отношении меди и йода не наблюдается подобная связь видовой принадлежности пастбищных растений и способности накапливать указанные микроэлементы.

Так как видовой состав пастбищ весьма изменчив, то кобальтовая питательная ценность пастбища может быть определена только в результате учета относительного преобладания богатых или бедных кобальтом растений, поедаемых животными. Например, волжский суходол содержит 40—60% бобовых, 30—40 злаковых и 10—20% разнотравья, а низменные суходольные луга 2—5 — бобовых, 10—20 — злаковых и 60—80% разнотравья. Такая изменчивость растительного состава пастбищ определяет кобальтовую питательную ценность для животных. Верхние суходольные пастбища, богатые бобовыми, являются лучшими источниками кобальта по сравнению с волжскими заливными лугами, где преобладают в травостое злаковые (90%), содержащие мало кобальта.

Соотношение различных пастбищ в хозяйстве и характер их использования определяют особенности кобальтового питания животных.

В нечерноземной зоне животные не везде ощущают в одинаковой степени недостаток тех или других химических элементов. В одних местах недостаточность ощущается сильнее, в других — в слабой степени, а в некоторых районах она не наблюдается.

Такой мозаичный характер нечерноземной зоны по содержанию в биосфере кобальта, меди, йода, кальция позволяет считать, что эта зона состоит из чередующихся зональных биогеохимических провинций, в которых недостаток перечисленных химических элементов выражен в различной степени.

На территории нечерноземной зоны распространены эндемические заболевания животных: гипо- или авитаминоз B_{12} (Ковальский, Чебаевская, 1949; Ковальский, 1957; Ковальский, Раецкая, 1960), вызываемые недостатком кобальта, малокровие и лизухи, причиной которых служит недостаток кобальта и меди (Ковальский, 1957), эндемическое увеличение щитовидной железы, иногда и зоб у человека и животных, обусловленные недостатком йода (Ковальский, 1957, 1958; Ковальский, Блохина, 1963; Ковальский, Густун, 1966а, б). Распространение находят также болезни минерального обмена костной ткани, связанные с недостатком

кальция. Указанные нами заболевания могут существовать одновременно в одной местности, но в определенных местах может встречаться и какое-либо одно заболевание.

В нечерноземной зоне 73% всех исследованных образцов почв содержат недостаточное количество кобальта, поэтому для этой зоны характерны нарушения обмена кобальта и эндемические гипо- и авитаминозы B_{12} (см. рис. 67). В черноземной зоне 77% всех исследованных образцов почв содержат достаточное количество кобальта, поэтому в ней практически не встречаются болезни кобальтовой недостаточности. В провинции с высоким содержанием кобальта (азональная провинция) в отдельных случаях может быть несколько ослаблен синтез витамина B_{12} (см. рис. 67, *10*).

Биогеохимические провинции с различным содержанием кобальта были исследованы в экспедициях 1944—1955 гг. В. В. Ковальским, В. С. Чебаевской , Ю. И. Раецкой, А. Д. Гололобовым, Н. П. Шергиным; в 1955—1958 гг. В. В. Ковальским и С. В. Летуновой; в 1963—1966 гг. В. В. Ковальским и А. Ф. Пеньковой; в 1946—1950 гг. Я. М. Берзинь.

Субрегионы биосферы с недостатком кобальта. Акобальтозы у сельскохозяйственных животных впервые обнаружены на территории СССР (Эстония) в 1937 г. (Каарде, 1952) и изучены в таежно-лесной нечерноземной зоне в 1944—1958 гг. (Ковальский, 1952; 1958).

При этом заболевании у животных наблюдается угнетенное состояние, потеря аппетита, похудание, потеря веса, бледность слизистых оболочек, понижение в крови числа эритроцитов и содержания гемоглобина; шерсть теряет блеск и эластичность, ослаблена усвояемость азотистых веществ пищи; прогрессирующее истощение животного приводит к его гибели. Часто на почве ослабления организма развиваются вторичные заболевания, например, у романовских овец — пневмония (воспаление легких) и другие заболевания, приносящие значительный ущерб. Акобальтозами чаще болеют овцы и крупный рогатый скот и реже другие виды животных.

Основной причиной акобальтозов является нарушение обмена кобальта, вызываемое недостаточным поступлением его с пищей в организм. В этом случае в организме животных ослабляется синтез жизненно важного витамина B_{12}. Этот витамин синтезируется микрофлорой различных отделов пищеварительного тракта. У жвачных образование этого витамина осуществляется микроорганизмами, населяющими, в основном, один из отделов сложного желудка — рубец; у других животных, частично и у жвачных, витамин B_{12} образуется микроорганизмами, находящимися в толстой и слепой кишках.

Ослабление синтеза витамина B_{12} микрофлорой пищеварительного тракта зависит от недостатка в кормах кобальта, необходимого для построения этого витамина. Витамин B_{12} имеет сложное строение и содержит в своей молекуле атом кобальта.

О синтезе витамина B_{12} в организме можно судить по степени обогащения им печени и тканей других органов, а также по содержанию его в молоке. С целью выяснения этого вопроса в условиях биогеохимической провинции, бедной кобальтом (Ярославская обл.), В. В. Ковальским и Ю. И. Раецкой (1960) исследовалось содержание витамина B_{12} в печени здоровых и больных акобальтозами овец в пределах отдельных хозяйственных популяций. Было установлено, что при тяжелых акобальтозах содержание витамина B_{12} в печени настолько мало, что определить его не представляется возможным — обнаруживаются только следы. Это позволяет считать тяжелые формы акобальтозов совпадающими с авитаминозом B_{12}. Однако требуются дополнительные исследования, так как проявления недостаточности кобальта шире проявлений недостаточности витамина B_{12} и поэтому явления акобальтозов нельзя свести только к витаминной недостаточности. Нами было установлено, что толь-

ко около 14% кобальта, содержащегося в печени, связано витамином B_{12}. Недостаток витамина B_{12} — это основной из известных факторов, коррелирующихся с акобальтозами. При слабо выраженных признаках акобальтоза в печени овец обнаружено в среднем 13 *мкг*% витамина B_{12}, что ниже содержания его у клинически здоровых животных в пределах той же популяции (18—22 *мкг*%). Слабо выраженные формы акобальтозов совпадают с гиповитаминозом B_{12}.

Зависимость синтеза B_{12} от содержания в кормах кобальта можно проверить добавлением к естественным кормам кобальтовых подкормок. В наших специальных опытах на сотнях овец, проведенных в Ярославской и Ивановской областях, подкормка давалась в виде соли хлористого кобальта по 2—4 *мг* в сутки на овцу. После применения подкормок хлористым кобальтом значительно усилился синтез витамина B_{12} и увеличилось отложение его в печени (в среднем 44 *мкг*%). Хотя связь усиления синтеза витамина B_{12} с введением в организм минерального кобальта была несомненной, все же требовались доказательства, что кобальт, введенный в организм в виде минеральной соли, использовался на синтез витамина B_{12}. Это оказалось возможным выяснить с помощью меченого кобальта — радиоактивного изотопа кобальта (Co^{60}). Опытами было доказано, что кобальт, содержащийся в подкормках, может использоваться микрофлорой рубца и других отделов пищеварительного тракта на синтез витамина B_{12}. В настоящее время применение кобальтовых подкормок с целью лечения и предупреждения заболеваний акобальтозами получило теоретические обоснования.

Подкормка хлористым кобальтом лактирующих овец (4 *мг* хлористого кобальта в сутки на овцу) и коров (40 *мг* в сутки на корову), проводимая в Ивановской обл., показала, что под влиянием введения в организм добавочного кобальта молоко обогащается витамином B_{12}. Следовательно, кобальтовые подкормки приводят к обогащению организма витамином B_{12} и к усилению выделения его с молоком. У овец при ежедневном введении в корм хлористого кобальта содержание витамина B_{12} в молоке повысилось в среднем от 3 *мкг* до 5,3 *мкг* на литр, т. е. на 70%, и у коров — на 50%. Что касается контрольных овец и коров, то за тот же период, содержание в молоке этого витамина не изменилось или даже несколько понизилось.

Представляют интерес данные о влиянии подкормок кобальта на мясные качества овец (Н. П. Шергин, 1957). У овец, страдавших акобальтозами (Петровский р-он, Ярославская обл.), витамин B_{12} в мясе обнаружить не удавалось или открывались только его следы, а у подкармливаемых хлористым кобальтом в мясе обнаружено в среднем нормальное содержание витамина B_{12} — 19 *мкг*%. Подобное повышение содержания витамина B_{12} под влиянием подкормок кобальтом получено и у свиней.

Исследованиями Биогеохимической лаборатории показано, что в организме овец нечерноземной зоны содержится витамина B_{12} — 4,8—5 *мг*, а при подкормке солями кобальта — около 8—9 *мг*.

Возможность повышения содержания этого витамина в молоке и мясе сельскохозяйственных животных (овец, коров, свиней), разводимых в нечерноземной зоне, под влиянием подкормок хлористым кобальтом, имеет гигиеническое значение и должно быть использовано практикой. Известно, что обогащенное витамином B_{12} молоко коров и мясо животных являются более полноценными продуктами питания.

Характерно, что при тяжелых авитаминозах B_{12} в печени может содержаться кобальт в относительно больших количествах, но при полном отсутствии или только следах витамина B_{12}. Очевидно, что при авитаминозах B_{12}, несмотря на наличие в организме запасов кобальта, в рубце сильно ослаблен синтез этого витамина. В биогеохимической провинции бедной кобальтом у клинически здоровых овец существует равновесие между поступлением в организм кобальта, усвоением и использованием

его микрофлорой рубца на синтез витамина B_{12}, а также отложением запаса кобальта в печени. У животных, заболевших акобальтозами, такое равновесие обмена нарушено. У клинически здоровых животных кобальт витамина B_{12}, содержащегося в печени, составляет 14% от общего количества кобальта, депонированного печенью. При подкармливании животных хлористым кобальтом (2 *мг* в сутки на овцу) содержание витамина B_{12} в печени увеличивается до 24%, т. е. на 83% (по сравнению с овцами, не получавшими кобальтовых подкормок). Очевидно, что при подкормке в организме усиливается использование кобальта на синтез витамина B_{12}, благодаря активированию жизнедеятельности микрофлоры рубца и, частично, других отделов кишечника.

Развитие акобальтозов — гипо- и авитаминоза B_{12}, благодаря длительному или постоянному недостатку кобальта в пище животных в нечерноземной зоне, приводит к значительным нарушениям обмена веществ у животных, к ослаблению организма и снижению продуктивности. Систематические подкормки хлористым кобальтом предотвращают заболевания животных акобальтозами или значительно сокращают число заболевших (в 4—5 раз). С помощью подкормок минеральными солями кобальта удается резко снизить падеж скота. Эти подкормки в условиях нечерноземной зоны нормализуют обмен веществ, повышают жизнеспособность и продуктивность животных. Наблюдениями во многих колхозах Ярославской, Костромской, Ивановской и других областей нечерноземной зоны (исследования В. В. Ковальского, В. С. Чебаевской и А. Д. Гололобова), в колхозах Латвийской (данные Я. М. Берзиня) и Литовской ССР было показано, что подкормки хлористым кобальтом повышают мясную, молочную и шерстную продуктивность животных, увеличивают среднесуточные привесы на 20—100%.

В. В. Ковальским и Ю. И. Раецкой (1960) проведены сравнительные исследования синтеза витамина B_{12} в зоне черноземов Воронежской области и в биогеохимической провинции, обогащенной кобальтом (Азербайджанская ССР).

Воронежские черноземы содержат в среднем около $1 \cdot 10^{-3}\%$ кобальта, т. е. в 2—3 раза больше, чем почвы центральной нечерноземной зоны. Следовательно, корма здесь богаче кобальтом и поэтому в черноземной зоне более благоприятны условия для синтеза у животных витамина B_{12}. Так, например, в печени овец содержится витамина B_{12} в среднем около 70—80 *мкг*%, т. е. количество, близкое наибольшему содержанию в печени овец при подкормках кобальтом в условиях нечерноземной зоны. Очевидно, что указанная величина — нормальная «емкость» печени овец для витамина B_{12}.

Проведенные нами исследования показывают определенную зависимость обмена веществ в животном организме от содержания кобальта в почве и растительных кормах. Зависимость обмена кобальта и синтеза витамина B_{12} в различных биогеохимических провинциях (нечерноземная и черноземная зоны) дает экологическое представление о географической изменчивости обмена веществ у животных.

В зональных субрегионах биосферы — биогеохимических провинциях с недостатком меди (см. рис. 67) в пастбищных сене и травах 30% растений содержат ниже $3 \cdot 10^{-4}\%$ меди (нижняя граница нормы), даже $7{,}2 \cdot 10^{-5}\%$; в организме животных понижено содержание меди, что является причиной ослабления синтеза окислительных ферментов, содержащих медь и железо. В некоторых же пастбищах содержится нормальное количество меди.

Вот почему в нечерноземной зоне эндемические лизухи и анемии, гемосидероз, вызываемые недостатком в кормах меди, не могут иметь одинаковое распространение: в одних районах они сильно поражают сельскохозяйственных животных (овцы, крупный рогатый скот, реже — другие виды), в других — меньше, а в некоторых — не встречаются. В райо-

нах Полесья, где в кислых болотных почвах медь прочно связана органическими веществами почвы и растительные корма бедны ею, лизухи и анемия распространены больше, по сравнению с другими районами.

Ранним признаком недостаточности в организме меди является замедление роста молодого животного, огрубение шерсти, потеря ею естественного цвета, всклокоченность. Интересно отметить, что недостаток меди влияет на минеральный обмен в костной ткани: кости становятся легкими и хрупкими. При «медном» голодании понижается воспроизводительная функция животных и снижается молочная продуктивность. Недостаток этого элемента в кормах и нарушение его обмена в организме могут привести к уменьшению содержания меди в печени в несколько раз и в крови в 3 и более раз по сравнению с содержанием в печени и крови у здоровых животных.

Анемия, вызываемая недостаточностью меди, сходна с анемией, вызываемой недостаточностью железа. Объясняется это тем, что медь принимает участие в усвоении железа. При ее недостатке железо мало вовлекается в один из процессов кроветворения — образование гемоглобина. Это приводит к гемосидерозу — отложению железа в неактивной форме в тканях животного. Гемосидероз сильно выражен у овец с «медной» недостаточностью. В печени таких животных содержание железа может повышаться по сравнению с нормой в 80—170 раз.

Недостаточность меди отражается на качестве шерсти — последняя все более теряет извитость. Это явление связано с нарушением химических процессов формирования белкового вещества шерсти — кератина. Недостаточность меди в организме приводит к нарушению и ослаблению деятельности окислительных ферментов; торможение окислительных процессов, в свою очередь, сопровождается задержкой превращения сульфгидральных групп — SH в дисульфидные — S=S — . В результате происходит неправильное формирование кератина, что приводит к потере шерстным волокном способности к растяжению, к потере эластических свойств и извитости. В аминокислотном составе шерсти грубых изменений при этом не наблюдается.

Признаки «медной» недостаточности являются обратимыми и исчезают при подкормке животных сернокислой медью. Дефекты в образовании шерстного волокна, вызываемые недостатком меди, излечиваются даже нанесением сильно разведенных растворов сернокислой меди на кожу животного.

Эндемическое увеличение щитовидной железы и эндемический зоб человека и сельскохозяйственных животных неравномерно рассеяны по территории нечерноземной зоны нашей страны (см. рис. 67, *1*).

В данном случае мы не касаемся субрегионов биосферы — биогеохимических провинций распространения эндемического зоба во многих горных областях (Кавказ, Алтай, Тянь-Шань, Гиндукуш, Копет-Даг, Карпаты и др.), лежащих в глубине континента. Очаги эндемического зоба у человека известны в нечерноземной зоне (центральные и северо-западные области РСФСР, Марийская АССР, Чувашия, Белоруссия, Карелия), в некоторых районах северной, северо-западной и западной частей Украины, в ряде мест по течению Лены, Амура, Оби, Енисея и других рек.

Эндемический зоб у человека распространен в местах, характеризующихся пониженным содержанием йода в почве, воде, продуктах питания растительного и животного происхождения, в воздухе, вследствие чего снижается содержание этого элемента в организме человека.

Исследованием **субрегионов биосферы — биогеохимических провинций, бедных йодом,** занимались в экспедициях 1935—1938 гг. А. П. Виноградов, М. А. Драгомирова, К. П. Флоренский, М. И. Каргер, Е. В. Менжинская, в 1953—1973 гг.— В. В. Ковальский, М. И. Густун, Р. И. Блохина.

В дерново-подзолистых почвах нечерноземной зоны, согласно нашим исследованиям, содержание йода колеблется в пределах от следов (десятимиллионные доли процента) до $7{,}5 \cdot 10^{-4}$%. В центральной нечерноземной зоне около 80% всех исследований образцов почв содержат меньше $1 \cdot 10^{-4}$% йода, из них 25% меньше $1 \cdot 10^{-5}$% йода, т. е. в 5—50 раз меньше, чем черноземные почвы (М. И. Густун, 1960 а, б). В Ярославской, Ивановской, Горьковской, и смежных областях только 6—10% образцов обогащены йодом и содержат его около $5 \cdot 10^{-4}$—$7{,}5 \cdot 10^{-4}$%. Почвы с очень низким содержанием йода встречаются по всей нечерноземной зоне. Примером может служить Ярославская область, где во многих районах наблюдается в почве низкое содержание йода. Так, в Ростовском, Переяславском, Петровском в среднем содержится йода $2{,}4 \cdot 10^{-5}$%; в почвах Борисоглебского и Угличского районов — $8 \cdot 10^{-5}$%.

В нечерноземной зоне содержание йода в поверхностных питьевых водах в определенной степени отражает наличие его в почвах. Эти воды часто бедны йодом. В 40% исследованных нами водоисточниках (реках, прудах, колодцах) йод обнаружен в концентрации от $6 \cdot 10^{-9}$ до $3 \cdot 10^{-7}$%, т. е. как и в горных провинциях Кабардинской АССР, Восточного Забайкалья и Марийской АССР, где распространен эндемический зоб (М. А. Драгомирова, 1944, а, б). В некоторых случаях вода в прудах и реках центральной нечерноземной зоны содержит относительно много йода — до $7 \cdot 10^{-7}$%. Низкое содержание йода в воде обычно характеризует местности, где распространен эндемический зоб у человека. В данном случае содержание йода в водах, особенно поверхностных, отражает содержание его в почвах и растениях. Однако низкая концентрация этого элемента в воде не служит непосредственной причиной эндемического зоба у человека, так как содержание йода в суточном количестве выпиваемой человеком воды может составить только небольшую часть суточной потребности человека в йоде. У сельскохозяйственных животных, выпивающих много воды, содержащийся в ней йод играет некоторую роль в йодном балансе. Так, например, вода в неглубоких колодцах, где в среднем содержится около $1{,}3 \cdot 10^{-6}$% йода, при суточном потреблении ею овцой в жаркое время года в количестве 4—5 и более литров обеспечивает поступление в организм определенной части йода, необходимого животному.

При исследовании причин распространения эндемического зоба у человека неоднократно исследовалось содержание йода в растительных пищевых продуктах. Оказалось, что в «зобных» районах в пище йода было в 1,5—3 раза меньше, по сравнению с районами, где эндемический зоб не встречается. Зерно культурных злаков в «зобных» районах содержит йода от $8 \cdot 10^{-6}$ до $1 \cdot 10^{-7}$%, а в не «зобных» районах — от $2 \cdot 10^{-5}$ до $9 \cdot 10^{-7}$%.

Определение йода в пастбищных растениях, проведенное в центральных нечерноземных областях, показало, что 75% всех исследованных отдельных видов и средних проб растений содержит меньше $8 \cdot 10^{-6}$% йода (до $2 \cdot 10^{-7}$%), т. е. количество, характерное для содержания йода в злаках «зобных» биогеохимических провинций. Этот установленный нами факт представляет большой интерес в связи с тем, что в центральных нечерноземных областях почти у 20—30% овец отмечено эндемическое увеличение щитовидной железы, иногда — зоб. В районах, где пастбищные растения содержат меньше йода, увеличение щитовидной железы у овец распространено чаще (табл. 29). В отдельных случаях при эндемическом увеличении щитовидных желез размер их может быть больше нормы в 2—3 раза.

Эндемическое увеличение щитовидной железы у овец следует рассматривать, как реакцию организма на недостаток йода, выражающуюся в разращении ткани железы. Увеличенная щитовидная железа не является полноценной и деятельность ее понижена. Она содержит мало йода и

не может поэтому снабдить организм необходимым количеством гормонов три- и дийодтиронинов, тироксина и других соединений, для образования которых необходим йод. В крови овец, разводимых в нечерноземной зоне, вместо нормального содержания йода — около $7 \cdot 10^{-6}\%$ обнаруживается $3 \cdot 10^{-6}\%$, в печени вместо $7 \cdot 10^{-6}$ — только $5 \cdot 10^{-7} - 2 \cdot 10^{-6}\%$, в щитовидной железе вместе $1{,}15 \cdot 10^{-4}$ — около $3 \cdot 10^{-5} - 7 \cdot 10^{-5}\%$.

Таблица 29

Соотношение между распространением эндемического увеличения щитовидной железы у овец и содержанием йода в пастбищных растениях

Области и районы	Число обследованных овец	Количество овец с увеличенной щитовидной железой (%)	Содержание йода в пастбищных растениях (%)
Ярославская обл.			
Петровский район	120	84	$2{,}5 \cdot 10^{-6}$
Тутаевский и Борисоглебский районы	182	24	$4{,}2 \cdot 10^{-6}$
Ивановская обл.			
Шуйский и Палехский районы	100	18	$6{,}6 \cdot 10^{-6}$
Горьковская обл.			
Кстовский район	50	18	$8{,}4 \cdot 10^{-6}$

При таком состоянии щитовидной железы и понижении деятельности меняется ее внутреннее строение. Фолликулы растягиваются, увеличиваются, наполняются густым, слабо вакуолизированным белковым коллоидом, содержащим мало йода и тироксина. Коллоид, наполняющий фолликулы, стесняет, сдавливает клетки высокого призматического или кубического эпителия, образующего внутреннюю поверхность фолликулов. Измененная щитовидная железа находится в состоянии гипофункции, выделяет в кровь недостаточное количество иодтиронинов, необходимых для регулирования многих процессов обмена веществ в организме животного.

При гипофункции щитовидной железы понижаются в организме окислительные процессы и газообмен, уменьшается теплообразование, ослабляется обмен азотистых веществ и углеводов, наблюдается задержка в организме воды и хлоридов, понижается в крови содержание кальция и фосфора. Такие изменения обмена веществ под влиянием недостатка в пище йода у сельскохозяйственных животных приводят к низкорослости, малой плодовитости, снижению молочной и шерстной продуктивности, выпадению шерсти, к рождению непокрытых щетиной и мертворожденных поросят, а у домашней птицы — к снижению яйценоскости.

В биогеохимических провинциях нечерноземной зоны, вследствие недостатка йода у сельскохозяйственных животных развивается эндемический зоб, например, в районах рек Амура и Зеи (Ковальский, Ладан и др., 1972), в Бурят-Монгольской АССР (Ламкин, 1959) у новорожденных козлят и телят. Зоб может достигать размера кулака и даже детской головки. Обычно же наблюдается эндемическое увеличение щитовидной железы. Очевидно условия питания в этой зоне только в некоторых районах характеризуются резко выраженной йодной недостаточностью, чаще же наблюдается умеренная недостаточность йода. Однако у беременных животных, а также и у лактирующих, когда потребность в йоде возрастает, и вероятность появления признаков йодной недостаточности увеличивается. Редким случаем является рождение телят с зобом. Этот факт отмечен К. Л. Минаковым в Вологодской обл. Когда при совершенствовании молочного стада было достигнуто повышение годового удоя с 1700 до 4000 *кг* молока, то были случаи рождения телят с зобом.

В одном и том же эндемическом районе увеличение щитовидной железы наблюдается как у человека, так и у сельскохозяйственных животных; у человека реакция на недостаток йода проявляется сильнее и чаще. В некоторых населенных пунктах Петровского р-на Ярославской обл., распространенность увеличений щитовидной железы у человека достигает 60%, а зоб составляет 25—27%. У сельскохозяйственных животных в этом же районе увеличение щитовидной железы достигает такого же значительного распространения. Очевидно, что организм человека не чувствительнее к недостатку йода, так как потребность его в сутки составляет 120—200 *мкг* йода; в районах же йодной недостаточности, вследствие приспособления организма, потребность в йоде может снижаться до 60 *мкг* и менее, тогда как у овец она летом составляет не менее 200 *мкг* йода, а иногда больше.

В природных условиях не наблюдается неизменная корреляция недостатка йода и распространения зоба. Установлено, что особенно яркие проявления эндемического зоба наблюдаются в провинциях с одновременным недостатком йода и кобальта (овцы), например, в Петровском р-не Ярославской обл. (Ковальский, 1957, 1958) (см. рис. 67). Введение в рацион животных солей кобальта при постоянном недостатке йода вызывает значительное повышение синтеза железой йодтирозинов, йодтиронинов и тироксина (Ковальский, Блохина, 1963; Ковальский, Густун, 1966). В Алтайском крае была отмечена корреляция распространения зоба с недостатком йода, меди и кобальта (Коломийцева, Неймарк, 1963). В Ивано-Франковской обл. распространение эндемического зоба совпадает не только с недостатком йода, но, вероятно, с одновременным недостатком йода и марганца (Антонов, 1959) (азональная провинция, см. рис. 67). Как недостаток, так и избыток марганца тормозит синтез йодированных соединений щитовидной железы (Ковальский, Ризаев, 1966) (см. главу «Геохимическая экология эндемического зоба»).

Большой интерес представляют **субрегионы биосферы — биогеохимические провинции с различным соотношением в почвах и пищевых рационах кальция и стронция:** в нечерноземной зоне — с недостатком кальция и избытком стронция (уровская эндемия) в Читинской и Амурской областях (см. рис. 67) и в сухостепной полупустынной, пустынной зоне — с избытком одновременно кальция и стронция в северном и южном Таджикистане (азональные провинции, см. рис. 67) (см. главу «Геохимическая экология... в условиях стронциево-кальциевых субрегионов биосферы»).

Обогащенная стронцием провинция обнаружена в Центральной Якутии, благодаря концентрированию его растениями в поймах рек и аласах (по данным Г. А. Андриановой).

Сложность обстановки в биогеохимических провинциях нечерноземной зоны СССР определяется недостаточным содержанием ряда химических элементов в почвах, воде и растениях. В этих провинциях наблюдается недостаток кобальта, меди, йода и кальция. Недостаток кобальта и меди, часто на торфяных почвах, является комбинированной причиной анемии, наблюдающейся в этих провинциях у сельскохозяйственных животных (овцы, крупный рогатый скот). Характер такого заболевания меняется в зависимости от различных соотношений кобальта и меди в пище животных. Гипо- и авитаминозы B_{12} могут значительно осложняться недостатком меди. В данном случае не удается с помощью только солей кобальта или солей меди остановить развитие анемии и сопутствующих нарушений обмена веществ. Одновременное же применение их дает быстрые и положительные результаты (эти провинции исследовались в 1946—1955 гг. В. В. Ковальским и А. Д. Гололобовым).

Большой интерес представляют нарушения минерального обмена в костной ткани при недостатке кальция и фосфора (см. рис. 67). В этих провинциях возможно влияние недостатка меди на процессы минераль-

ного обмена в костях. Установлено, что недостаток кобальта и витамина B_{12} понижает скорость обмена йода в щитовидной железе цыплят. Одновременное влияние на организм недостатка кобальта и йода как возможной причины гипофункции щитовидной железы — важнейшая проблема медицины и ветеринарии, связанная с изучением причин эндемического зоба и увеличения щитовидной железы у человека и сельскохозяйственных животных в нечерноземной зоне. Эти вопросы особенно важны, так как в опытах на крысах было получено увеличение щитовидной железы (гиперплазия) при недостатке витамина B_{12}. Вопрос этот сложен и поэтому необходимы новые исследования по вопросу о влиянии кобальта и витамина B_{12} на обмен йода.

В животном организме известны процессы обмена веществ, связанные с исключительной ролью определенных химических элементов, например, синтез витамина B_{12} — с кобальтом, синтез и функция окислительных ферментов — с медью, синтез и действие гормонов щитовидной железы — с йодом. Но характер реакции организмов на химические факторы среды в биогеохимической провинции зависит не только от этих процессов. Он зависит от исторически сложившейся приспособленности организмов популяции к концентрации и определенному соотношению химических элементов в среде. У бóльшей части организмов, живущих в условиях определенной биогеохимической провинции, вырабатывается приспособленность к избытку или недостатку тех или иных элементов в среде, вследствие чего нарушения обмена веществ наблюдаются только у меньшей части животных популяций (примерно, от 3—5 до 20%).

Такая приспособленность к среде обнаруживается прежде всего в изменении потребности животных в количествах химических элементов, например микроэлементов, необходимых для сохранения внутренней координации в процессах обмена веществ. Возможность внутренней слаженности в процессах обмена, несмотря на недостаток важных химических элементов, являющихся составными частями жизненно необходимых, биологически активных соединений организма, указывает на возможную приспособительную перестройку многих звеньев обмена веществ. Одной из задач геохимической экологии организмов служит изучение приспособительных перестроек процессов обмена веществ в условиях различных биогеохимических провинций.

В сухостепной, пустынной и полупустынной зоне (см. рис. 67, *б*) распространены провинции с относительным недостатком меди и с избытком бора.

«Медная» недостаточность у животных проявляется как при первичном алиментарном недостатке меди, так и при избытке молибдена и сульфатов (см. рис. 67). В этом случае нарушается обмен меди у различных видов животных (овцы, крупный рогатый скот, буйволы), что приводит к возникновению эндемической атаксии (нарушение координации движения, судороги, паралич), предупреждаемой подкормкой солями меди.

В условиях сухостепной, полупустынной, пустынной зоны избыток бора в пищевых рационах приводит к появлению эндемических борных энтеритов в Северо-Западном Казахстане у человека, овец, верблюдов, иногда пневмоний у животных (Ковальский, Ананичев, Шахова, 1965), в Актюбинской обл. энтеритов у овец (Климахан, 1963), в Кулундинской степи у овец (Плотников, 1962), в степях Поволжья у овец (Тертышный, 1963), в Кизлярской степи (Дагестан) (Гиреев, 1968).

В горных зонах встречаются провинции, бедные йодом (см. рис. 67), в которых распространен эндемический зоб (человек, животные); провинции бедные кобальтом, где у животных наблюдается гипо- и авитаминоз B_{12}; бедные медью, в которых животные болеют эндемическими анемиями; бедные кальцием, где у животных нарушается минеральный обмен в костной ткани.

Субрегионы биосферы — азональные биогеохимические провинции

К азональным биогеохимическим провинциям относятся **богатые кобальтом** провинции (здесь и далее см. рис. 67) в Азербайджанской ССР (сел. Ахметлы), где почвы содержат от 1,3 до $3 \cdot 10^{-3}$% кобальта, а пастбищные растения около $1 \cdot 10^{-4}$% кобальта. В этих условиях у животных усилен микробный синтез витамина B_{12} (в печени овец содержится 50—60 *мкг*% витамина, в печени коров — около 70 *мкг*%, т. е. его содержание, по-видимому, достигает высшей нормы: у отдельных овец накопление в печени витамина может достигать 80 и даже 112 *мкг*%), а в некоторых случаях — несколько заторможен (исследования В. В. Ковальского, С. В. Летуновой, Ю. И. Раецкой в экспедиции 1958 г.). К азональным провинциям относятся и **провинции, бедные одновременно йодом и марганцем,** где усиливается эндемия зоба у человека и животных (исследования Ю. Г. Антонова в 1958—1962 гг.; В. В. Ковальского и З. Н. Ризаева в 1963—1965 гг.); **богатые свинцом** в Северной Армении, где в сухой почве содержится, в среднем, $9{,}2 \cdot 10^{-3}$% свинца (в норме $2{,}3 \cdot 10^{-3}$%). Здесь в пищевых продуктах свинца в 2—5 раз больше, чем в норме, в суточном рационе человека 0,6—0,7 *мг* (в норме 0,33 *мг*). Так как свинец обладает кумулятивным действием, возможна хроническая интоксикация. В крови людей в условиях провинции содержание свинца повышено, в среднем до 0,06 *мг*% (в норме 0,03 *мг*%). У человека в этой провинции могут быть найдены симптомы свинцовой интоксикации — гингивиты, астеновегетативный комплекс — цефалгии, артралгии, ишиалгии, миалгии и т. д., поражения желудочно-кишечного тракта — гастралгии (исследования В. В. Ковальского и Е. Н. Борисовой в 1956—1957 гг.). Из других азональных биогеохимических провинций следует отметить провинции, **богатые молибденом,** содержание которого в пастбищных растениях часто более $5 \cdot 10^{-4}$%, а также повышено по сравнению с медью в пищевых рационах животных и человека, что усиливает синтез в организме фермента ксантиноксидазы и мочевой кислоты; у человека при этом появляется эндемическая молибденовая подагра, у животных — молибденовый токсикоз (исследована в экспедициях 1956—1957 гг. В. В. Ковальским и Г. А. Яровой (см. главу, посвященную субрегионам биосферы, обогащенным молибденом); **богатые стронцием и кальцием,** в которых у животных наблюдается ломкость костей, у человека эндемические заболевания хондродистрофиями, а также возможно осложнение рахита высоким содержанием стронция в пище (см. главу, посвященную стронциево-кальциевым субрегионам биосферы); **обогащенные селеном,** вследствие чего развивается селеновый токсикоз (деформация копыт, у овец — облысение) (см. главу, посвященную субрегионам биосферы, обогащенным селеном); **с нарушенными соотношениями меди, молибдена, свинца,** что вызывает заболевания желудочно-кишечного тракта у молодняка крупного рогатого скота; **обогащенные ураном,** который концентрируется тканями животных; многие растения-концентраторы характеризуются здесь морфологической изменчивостью (см. главу, посвященную урановым субрегионам биосферы Иссык-Кульской котловины); **с избытком фтора,** в которых наблюдаются эндемические нарушения окостенения, деформация костей, сужение полости костно-мозгового канала, эндемический флюороз (животные, человек); **обогащенные медью,** распространенные в восточных районах Башкирской АССР. Среднее содержание меди в почвах этой провинции равно $3{,}9 \cdot 10^{-2}$% (изменяется в пределах от $6{,}2 \cdot 10^{-3}$ до $7 \cdot 10^{-2}$%, в некоторых случаях в почвенном горизонте на глубине 10—30 *см* до $1{,}3 \cdot 10^{-1}$%). Почвы обогащены медью в среднем в 40 раз больше, чем почвы соседних районов (не обогащенных медью) и по сравнению с черноземами («эталонная» биогеохимическая провинция) в 23 раза, а по сравнению с дерново-подзолистыми почвами нечерноземной зоны — в

65 раз. Пастбищные растения, произрастающие на обогащенных почвах, накапливают медь (например, некоторые виды полыней содержат около $5{,}4 \cdot 10^{-2}\%$ меди). Такое сено обогащено медью по сравнению с подобным сеном других зон примерно в 20—30 раз. Исследованиями Биогеохимической лаборатории АН СССР (Гололобов, 1960) установлено, что органы и ткани крупного рогатого скота и овец в биогеохимической провинции, богатой медью, значительно обогащены этим элементом. Основным депо меди в организме крупного рогатого скота служат: мышцы, содержащие около 59 *мг*, кожа — 40 *мг*, кости — 25 *мг* и подкожная клетчатка — около 8 *мг* меди. Всего в организме на каждый килограмм живого веса приходится около $6{,}8 \cdot 10^{-4}$ *г* меди. В организме овцы основными депо этого элемента являются: кости, содержащие около 7 *мг*, мышцы — около 4 *мг* и кожа — около 1,2 *мг* меди. На 1 *кг* живого веса овцы приходится $4{,}6 \cdot 10^{-4}$ *г* меди. Однако при таком обогащении организма медью нарушаются процессы кроветворения. А. Д. Гололобовым установлено совпадение распространения заболеваний сельскохозяйственных животных особой формой анемии в восточных районах Башкирии, где почва и корма обогащены медью. Такое заболевание носит строго локальный, эндемический, характер. Чаще всего заболевают ягнята. Массовые заболевания (до 50%) и большой отход (около 20—30%) проявляются особенно ярко при переходе ягнят от молочного кормления к растительной пище. Объясняется это резким изменением содержания меди в рационе ягнят: по сравнению с содержанием в молоке количество ее в пастбищных кормах увеличивается в десятки и даже сотни раз. В свете этих данных получает объяснение строгая сезонность заболеваний ягнят: массовый отход приходится на конец мая или начало июня, т. е. на период наилучшего пастбищного кормления. Наблюдающаяся в Башкирии анемия ягнят, вызываемая избытком в рационе меди, характеризуется развитием прогрессирующего истощения и перерождения печени (анемия, желтуха).

Известны азональные провинции **с нарушенным обменом меди у животных и эндемической иктерогемоглобинурией,** возникающими под влиянием отравления пирролизидиновыми алкалоидами пастбищных растений (исследованы М. А. Ришем, Р. А. Даминовым в 1965—1966 гг.); **богатые никелем, магнием, стронцием, бедные кобальтом, марганцем,** в которых нарушается минеральный обмен в костях животных и возникает эндемическая дистрофия костной ткани (исследованы в 1960—1964 гг. А. А. Кабышем); богатые никелем в северной части Актюбинской обл. Подстилающими горными породами служат серпентиниты, богатые никелем. Почвы таких провинций значительно обогащены никелем (табл. 30).

Установлено, что почвы никелевой биогеохимической провинции обогащены также кобальтом и медью.

Большой интерес представляет появление в условиях повышенных концентраций никеля в почвах морфологически изменчивых форм сон-травы (Pulsatilla patens) из семейства лютиковых, грудницы мохнатой (Linosyris villosa) из семейства сложноцветных и др. Морфологические изменения вызываются изменением обмена веществ у этих растений под влиянием концентрирования Ni или нарушения соотношений между различными химическими элементами, содержащимися в них (табл. 31). Нормально развивающиеся формы растений, не концентрирующие никель и другие элементы, могут существовать рядом с измененными, концентрирующими никель в 31—53 раза и в меньшей степени кобальт и медь (Сторожева, 1954). Существование двух таких форм у одного вида позволяет считать их морфологическими и химическими разновидностями. Цветы «никелевой» грудницы мохнатой часто недоразвиты и такие растения не дают семян. «Никелевые» формы сон-травы низкорослые, имеют цветы фиолетовые, голубые или белые (вместо нормальных синих) и измененную форму листьев. Уродливые формы сон-травы имеют редуцированные цветы и не дают семян.

Таблица 30

Содержание никеля, кобальта и меди в почвах биогеохимической провинции, обогащенной никелем (по данным Д. П. Малюги, 1950)

Почва	Среднее содержание в горизонтах почвы на глубине от 0 до 55 *см* (%)		
	никеля	кобальта	меди
Светлокаштановая, солонцеватая, суглинистая	$1{,}33 \cdot 10^{-2}$	$3{,}2 \cdot 10^{-3}$	$6{,}5 \cdot 10^{-3}$
Солонец	$5{,}7 \cdot 10^{-2}$	$4{,}9 \cdot 10^{-3}$	$7{,}2 \cdot 10^{-3}$
Темнокаштановая, суглинистая	$2{,}4 \cdot 10^{-1}$	$1{,}7 \cdot 10^{-2}$	$6{,}4 \cdot 10^{-3}$
Черноземы («эталонная»), биогеохимическая провинция	$4{,}6 \cdot 10^{-3}$	$1 \cdot 10^{-3}$	$1{,}7 \cdot 10^{-3}$
Степень обогащения (во сколько раз)	12—52	3,2—17	3,8—4,2

Таблица 31

Содержание и соотношение никеля, кобальта и меди в растениях (в процентах на золу) в районах, обогащенных никелем (по материалам Д. П. Малюги)

Растения	Никель	Кобальт	Медь	Степень концентрирования (во сколько раз)		
				никеля	кобальта	меди
Грудница мохнатая						
Нормальная форма	$1 \cdot 10^{-3}$			1,14		
Измененная форма	$2{,}2 \cdot 10^{-2}$	$2{,}6 \cdot 10^{-3}$	$1 \cdot 10^{-2}$	31	11	7
Сон-трава						
Нормальная форма	$2{,}6 \cdot 10^{-4}$	$7{,}8 \cdot 10^{-4}$	$1{,}3 \cdot 10^{-3}$	0,37	3,3	0,9
Измененная форма	$3{,}7 \cdot 10^{-2}$	$1{,}4 \cdot 10^{-3}$	$1{,}3 \cdot 10^{-2}$	53	6	9
Среднее содержание микроэлементов в золе растений	$7 \cdot 10^{-4}$	$2{,}4 \cdot 10^{-4}$	$1{,}4 \cdot 10^{-3}$			

В никелевой биогеохимической провинции пастбищные растения обогащены никелем в среднем более чем в 20 раз по сравнению с такими же растениями в необогащенных никелем районах Башкирии. При таких условиях организм животных неизбежно обогащается никелем. А. Д. Гололобов установил, что овца на пастбищах, обогащенных этим элементом, получает в сутки 2,85 *мг* никеля с кормом и 0,09 *мг* с питьевой водой, что составляет 2,94 *мг*. В условиях соседних, не обогащенных никелем пастбищ, овца получает в сутки около 0,5 *мг* никеля. В первом случае усваивается в среднем 31%, во втором — 14% поступившего в организм никеля.

В никелевой биогеохимической провинции в организме овец никель концентрируется гипофизом ($3 \cdot 10^{-4}$%), в легких ($2{,}25 \cdot 10^{-4}$%), продолговатым мозгом ($1{,}58 \cdot 10^{-4}$%). Особенно много его накапливается в коже ($5{,}17 \cdot 10^{-4}$%), в шерсти ($4{,}5 \cdot 10^{-4}$%) и в роговице глаз ($3{,}64 \cdot 10^{-3}$%, в некоторых случаях эта величина $3{,}7 \cdot 10^{-2}$%). Местные врачи отмечают атипичное течение кожных заболеваний в условиях обогащения рациона никелем.

Никелевые провинции исследованы в 1949—1950 гг. А. Д. Гололобовым и Д. П. Малюгой; **бедные фтором** (разбросаны в разных зонах), в ко-

торых распространен эндемический кариес зубов у животных и человека; **бедные марганцем,** в которых на основании экспериментальных данных может встречаться эндемический перозис (птицы) и понижена в костной ткани активность фосфатазы, фосфорилазы, изолимонной дегидрогеназы (Ковальский, Дубинская, 1970а, б, 1971); **обогащенные бором** в условиях мерзлотных почв (карта, 4), в районах Центральной Якутии — (Андрианова, 1971).

Биогеохимическое районирование, как представлено на схематической карте (см. рис. 67) позволяет охарактеризовать регионы биосферы — биогеохимические зоны и субрегионы биосферы — биогеохимические провинции различными реакциями организмов на разное содержание химических элементов в окружающей среде. Эти реакции организмов показывают закономерную изменчивость обмена веществ у животных, вызываемую разнообразными, но определенными геохимическими условиями среды. Геохимическая экология, таким образом, впервые объясняет географическую изменчивость обмена веществ, определяемую геохимией окружающей среды.

Субрегионы биосферы — биогеохимические провинции с резко выраженным избытком или недостатком химических элементов являются центрами с особенно сильно выраженной изменчивостью обмена веществ и синтезов биологически активных соединений в живых организмах, обостренного естественного отбора на основе изменчивости химических признаков, выработки приспособительных изменений обмена веществ, ведущих к сохранению вида, усиленного расхождения химических и физиологических признаков и, следовательно, возникновения новых физиологических или химических разновидностей. Значение биогеохимических провинций, как центров обостренного эволюционного процесса предугадывал А. П. Виноградов (1938) в своей первой работе, посвященной биогеохимическим провинциям.

Изучение вопросов геохимической экологии и биогеохимического районирования представляет не только естественноисторический интерес, но является важной основой развития краевой медицины, ветеринарии и зонального применения подкормок животных микроэлементами, нормализующих их питание и повышающих продуктивность. Биогеохимические исследования в области медицинской и ветеринарной географии должны рассматриваться в связи с выявлением роли биогеохимической среды в возникновении и течении различных заболеваний, а не только геохимических эндемий (Г. А. Бабенко, 1965; Ковальский, Ноздрюхина, Гринкевич, Грибовская, 1973; Ковальский, 1974). Нарушение обмена микроэлементов наблюдается у различных организмов в зависимости от содержания микроэлементов в рационе, что создает фон для патологии и для проявления особых симптомов болезни.

Приведенные характеристики биогеохимических зон и изученных провинций — это только незначительная часть того, что еще надлежит исследовать. Но даже в таком виде биогеохимическое районирование может послужить основой изучения регионов биосферы и геохимической экологии организмов, открывающей пути выяснения общих закономерностей развития и структуры экосистем биосферы.

Проблема биогеохимического районирования все более усложняется в связи с изменением естественной среды жизни на Земле и все более быстрым переходом биосферы в ноосферу (Roy, 1927; Вернадский, 1944). Деятельность человека делается могущественной геологической силой, преобразующей биосферу (искусственные пресноводные континентальные моря, изменения направления течения рек, сведение лесов, распашка целинных земель, искусственное орошение, удобрение почв микро- и макроэлементами, выведение новых сортов растений и пород животных, организация промышленного животноводства и пр.). Биосфера загрязняется отходами химической промышленности и транспорта, применением в сель-

ском хозяйстве гербицидов, пестицидов, дефолиантов. Создаются условия, оказывающие значительное влияние на биогенную миграцию химических элементов в биосфере. В некоторых случаях трудно дифференцировать естественные химические факторы среды от искусственных. Поэтому при биогеохимическом районировании необходим тщательный анализ происхождения биологических эффектов у человека, животных, растений и микроорганизмов и в каждом случае установление причинных связей между морфологическими и биохимическими изменениями организмов, с одной стороны, и факторами окружающей среды — с другой. Учет только коррелятивных связей безусловно является недостаточным. Кроме того, при изучении биологических эффектов у человека (например, эндемических заболеваний) должны учитываться медико-санитарные и социально-экономические факторы, а при биогеохимическом изучении культурных растений и сельскохозяйственных животных — формы организации хозяйственных условий разведения, содержания и кормления животных, а также условия возделывания культурных растений.

Глава 11

БИОГЕОХИМИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ [1]

В середине сороковых годов нами было установлено, что провинции с недостаточным содержанием микроэлементов в некоторых случаях занимают большие пространства или имеют в биосфере мозаичный характер. Примером этого может служить распространение в нечерноземной зоне провинций, бедных кобальтом, медью, йодом, кальцием. Это привело нас к идее биогеохимического районирования. На основе принципа непрерывности биогеохимической характеристики, что явилось неизбежным дополнением к картированию изолированных биогеохимических провинций, для включения понятий биогеохимических зон и провинций в исследования биосферного уровня пришлось рассматривать зоны, как регионы биосферы, и провинции, как субрегионы, считая, что их биогеохимические характеристики должны охватывать биогенный баланс химических элементов, как часть глобальной структуры биосферы.

Необходимым методом биогеохимического районирования служит биогеохимическое картографирование, которое основывается на количественной характеристике звеньев биогеохимической пищевой цепи (рис. 4) и на данных геохимической экологии о концентрировании химических элементов организмами, о точках приложения их к обмену веществ и возникновении биологических эффектов при недостаточном или избыточном содержании химических элементов в биосфере (сравнительное изучение морфологической и химической изменчивости организмов, изменений обмена веществ, возникновения биогеохимических эндемий у человека, животных, растений).

Последовательные пути биогенной миграции элементов в биосфере (звенья биогеохимической пищевой цепи) могут быть показаны серией карт, на которых нанесены количественные данные о содержании химических элементов в породах, почвах, водах, растениях, кормах, пищевых продуктах, в растительных и животных организмах, и о биологических

[1] Общие приемы картографирования мы не рассматриваем. Они обязательны и при биогеохимическом картографировании (Лиодт, 1948; Ловцов, 1870; Салищев, 1947; Никишов, 1957).

эффектах, в частности эндемиях. Такими картами могут быть литологическая, почвенная, климатическая, гидрологическая, геоботаническая, административная карты. Перечисленные карты, как фундаментальные, являются основой для комплексного биогеохимического картографирования территорий различного размера. В результате могут быть получены производные карты биогеохимического районирования (Сочава, 1965). Практическое использование биогеохимического районирования облегчается при учете данных о распространении культурных растений, плотности животноводства, химического состава кормов, плотности населения, химического состава средних рационов, распространений эндемий и нанесении этих материалов на административные карты (Лебедев, Авцын, 1965). Большое значение может приобрести биогеохимический анализ при агрохимическом районировании микроудобрений (Пейве, 1958; Каталымов, 1965; Макеев, 1967).

Из всего сказанного следует считать, что биогеохимическое картографирование как результат работы различных специалистов (геохимиков, биогеохимиков, географов, почвоведов, гидрохимиков, геоботаников, агрохимиков, морфологов растений, медицинских и ветеринарных врачей, физиологов, биохимиков, антропологов) требует тщательной координации усилий этих специалистов при обсуждении полученной информации.

В настоящее время интенсивно разрабатываются методы медицинского географического картирования и картографирования (Мещенко, 1964, 1968; Мещенко, Симонович, 1968; Симонович, 1968; Игнатьев, 1968); в основу этих исследований кладутся представления о биогеохимических провинциях (Виноградов, 1938), биогеохимическом районировании и геохимической экологии, биогеохимических пищевых цепях и пороговых концентрациях химических элементов во внешней среде (Ковальский, 1957, 1971) или о геохимических ландшафтах (Полынов, 1946; Перельман, 1961, 1964).

Многие из производных карт, созданных на основе фундаментальных, могут иметь самостоятельное значение, как например, геохимическая карта распределения химических элементов в породах, изготовленная на литологической основе (Д. И. Щербаков — см. Ферсман, 1955), карты распределения микроэлементов в почвах (Ковальский, 1957, 1971; Пейве, 1960), в растительном покрове или в природных водах. Но когда эти карты построены по единому плану всех звеньев биогеохимической пищевой цепи, когда вся эта серия одномасштабна, они при сравнении их между собой (методом наложения) позволяют открыть новые закономерности биогеохимического районирования. Все это позволяет представить формы дифференциации жизни, организмов, живого вещества в биосфере не только по делению на таксономические единицы и группы, но и по функциональному признаку пороговой чувствительности организмов к определенным концентрациям химических элементов. Кроме того, этим путем могут быть установлены связи между геохимическими свойствами среды и распространением биогеохимических эндемий.

Исследование субрегионов биосферы — биогеохимических провинций с экстремальными геохимическими условиями может осуществляться на основе крупномасштабных литологических карт с нанесенными на них необходимыми геохимическими данными, позволяющими, прогнозировать выделение геохимических провинций, а также на основе медицинских географических карт, литературных сведений или материалов местных отделов здравоохранения и ветеринарных управлений, показывающих распространение эндемических заболеваний.

При биогеохимическом картировании и картографировании одной из основ служит литологическая геохимическая карта с количественными данными о содержании химических элементов в породах. Такая карта дает картину концентрации ряда элементов и их связи с определенными литологическими и петрографическими комплексами (Ферсман, 1955). По

этому принципу А. Е. Ферсман делит химические элементы на четыре группы: а) химические элементы, которые на карту не наносятся — N, Ac, Ar, H, He, O, Kr, Xe, Po, Ne, Ra, Rn, Re (?); б) химические элементы, которые наносятся на карту в особо резких скоплениях — Al, Fe, K, Ca, Si, Mg, Na, C; в) химические элементы, которые наносятся на карту после специальных химических исследований — Ba, Br, V, Ga, Hf, Ge, In, J, Cd, Rb, Rh, Ru, Se, Sc, Ti, Te, P, Cs; г) химические элементы, которые наносятся на карту вполне определенно — Be, B, Bi, W, TR, Au, Jr, V, Co, Li, Cu, Mo, As, Ni, Nb, Sn, Os, Pd, Pt, Hg, Pb, Ag, S, Sr, Sb, Ta, Ti, Th, U, F, Cl, Zn, Zr, Mn. Д. И. Щербаков (см. Ферсман, 1955) считает, что должен быть разработан один способ геохимического картирования, при котором на литологической карте наносятся соответствующие химические элементы, «...но в особенности отмечаются типы тех процессов, с которыми связаны или накопление или миграция отдельных элементов...». Геохимическое картографирование еще мало разработано, поэтому в каждом отдельном случае картирования биогеохимической провинции на основу топографической литологической карты наносят количественное содержание химических элементов по материалам собственных исследований. При сопоставлении такой карты с картами рельефа, гидрохимии и биогеохимическими картами, полученными на основе почвенной и геоботанической, возникает возможность обсуждения биогеохимической характеристики изучаемой местности.

В зависимости от условий биогеохимическими картами могут охватываться различные территории — от нескольких *кв. км* (20—30 *км*^{2}), например, молибденовые провинции Армении, до многих тысяч *кв. км*, например, борная биогеохимическая провинция Северного Казахстана, занимающая площадь около 160—200 тыс. *км*^{2}. Биогеохимические карты могут охватить не только провинции и почвенно-климатические зоны, но и административные области, государства, материки; очень важным является составление обзорной карты биогеохимического районирования Мира.

Естественно, что для разных условий биогеохимического районирования карты могут иметь разный масштаб. При биогеохимическом районировании выбор масштаба основывается на тех же критериях как при составлении медико-географических карт (Шошин, 1962; Лебедев, Авцын, 1965). Крупномасштабные (топографические) карты отдельных провинций, районов, областей, как и среднемасштабные являются ценными для выявления и характеристики биогеохимических ситуаций и практического использования. Большие биогеохимические провинции могут быть представлены в масштабе 1 : 1 000 000 и даже 1 : 2 500 000. Карты более мелких масштабов (1 : 5 000 000, 1 : 10 000 000) являются обзорными, обобщенными и пригодны для биогеохимической характеристики стран и материков (Шошин, 1962).

Картирование субрегионов биосферы — биогеохимических провинций с целью составления крупномасштабных карт, если провинции занимают большие площади (сотни, тысячи *кв. км*) требует дорогостоящей организации специальных полевых работ. Поэтому, после осмотра местности предполагаемой биогеохимической провинции и сопоставления ее с необходимыми геохимической, почвенной и др. картами, ограничиваются картированием с помощью маршрутных разрезов местности, выбранных с расчетом получить биогеохимическую характеристику изучаемой провинции. Разработка методов картирования на основании аэрофотосъемки может приобрести большое значение при биогеохимическом районировании (Сочаба, 1965; Шошин, 1962).

Биогеохимическое картирование ореолов рассеяния химических элементов над рудными телами с целью выявления перспективных участков при поисках полезных ископаемых может проводиться методом нанесения картографической сетки и изолиний концентрации химических

элементов в почвах и растениях. Обычно небольшая площадь таких провинций позволяет в данном случае применить точные методы картирования, используемые также при описании азональных биогеохимических провинций (Малюга, 1963).

При сопоставлении крупно- и среднемасштабных карт отдельных биогеохимических провинций возможна дифференциация характерных признаков внутри провинций — концентрации химических элементов в почвах, растениях, разной плотности эндемий, территорий потенциально опасных и свободных от эндемий. Следует избегать при этом излишней детализации, так как это может привести к ложным заключениям (Крауклис, Михеев, 1962; Сочава, 1956).

Успехи биогеохимического картографирования зависят от удачного выбора химических элементов (Ковальский, 1958; Шошин, 1962). В первую очередь должны быть закартированы биогеохимические провинции с недостатком или избытком тех элементов, для которых известны точки приложения к процессам обмена веществ, например, Ca, Mg, P, Fe, Cu, Co, Zn, Mo, Mn, Sr, J, F, отчасти Se, во вторую — элементы, которые содержатся в тканях организмов, для которых биологическая роль еще не установлена, но уже изучается, например, Ni, B, Ba, Br, Al, Cd, Cr, Cs, Be, V, As, Li, в третью — для которых роль еще совсем неизвестна, но, вероятно, они биологически активны; например, Ga, Ge, Rb, Bi, Hg, Pb, Sb, Ti.

При выборе химических элементов необходимо выделять ведущий элемент, имеющий определенную роль в обмене веществ, но следует изучать также вторичные химические элементы, действие которых может быть связано с ведущим (см. главу «Геохимическая экология эндемического зоба»). Исследование большого числа химических элементов в среде и в тканях организмов при их различном функциональном состоянии могут дать некоторые указания на роль отдельных элементов в обменных процессах. В таких случаях эти элементы должны изучаться в эксперимантальных условиях. В первую очередь необходимо изучить их обмен в зависимости от функционального состояния организма и установить активную форму соединения исследуемого элемента. Выбор химических элементов при биогеохимическом районировании является важной задачей, требующей во всех случаях обоснования. При недостаточном содержании в биосфере какого-либо химического элемента трудно установить зависимости биологических эффектов, например, эндемий, от недостатка элемента. Такие трудности встречались при изучении провинций с недостатком, например, кобальта, меди, марганца. Ведущий элемент легче выявить в среде, особенно в господствующих породах. Так, были открыты биогеохимические провинции, обогащенные молибденом, медью, свинцом, бором и другими элементами.

Биогеохимическое картирование, применяемое при изучении биогеохимических провинций, как ранее указывалось, результат комплексного изучения территории. Оно проводится путем наложения на карту геохимических провинций карты распределения элементов в почвах, водах, растениях и, наконец, в животных организмах с учетом ареалов биологических реакций растений и животных. В качестве примера некоторых принципов биогеохимического картирования нами взята территория Арало-Каспийской низменности, изученная Биогеохимической лабораторией и Всесоюзным институтом животноводства (Ковальский, Ананичев, Шахова, 1965). Известно, что значительная часть Арало-Каспийской низменности является областью борного засолонения. Аккумуляция бора здесь обусловлена древними вулканическими процессами. С течением времени бор неоднократно осаждался и перераспределялся в связи с трансгрессиями Каспийского моря. Благодаря тому, что соединения бора растворимы в воде, на территории Арало-Каспийской низменности наблюдается сильное обогащение бором вод и почв. Накапливаясь в растительных и

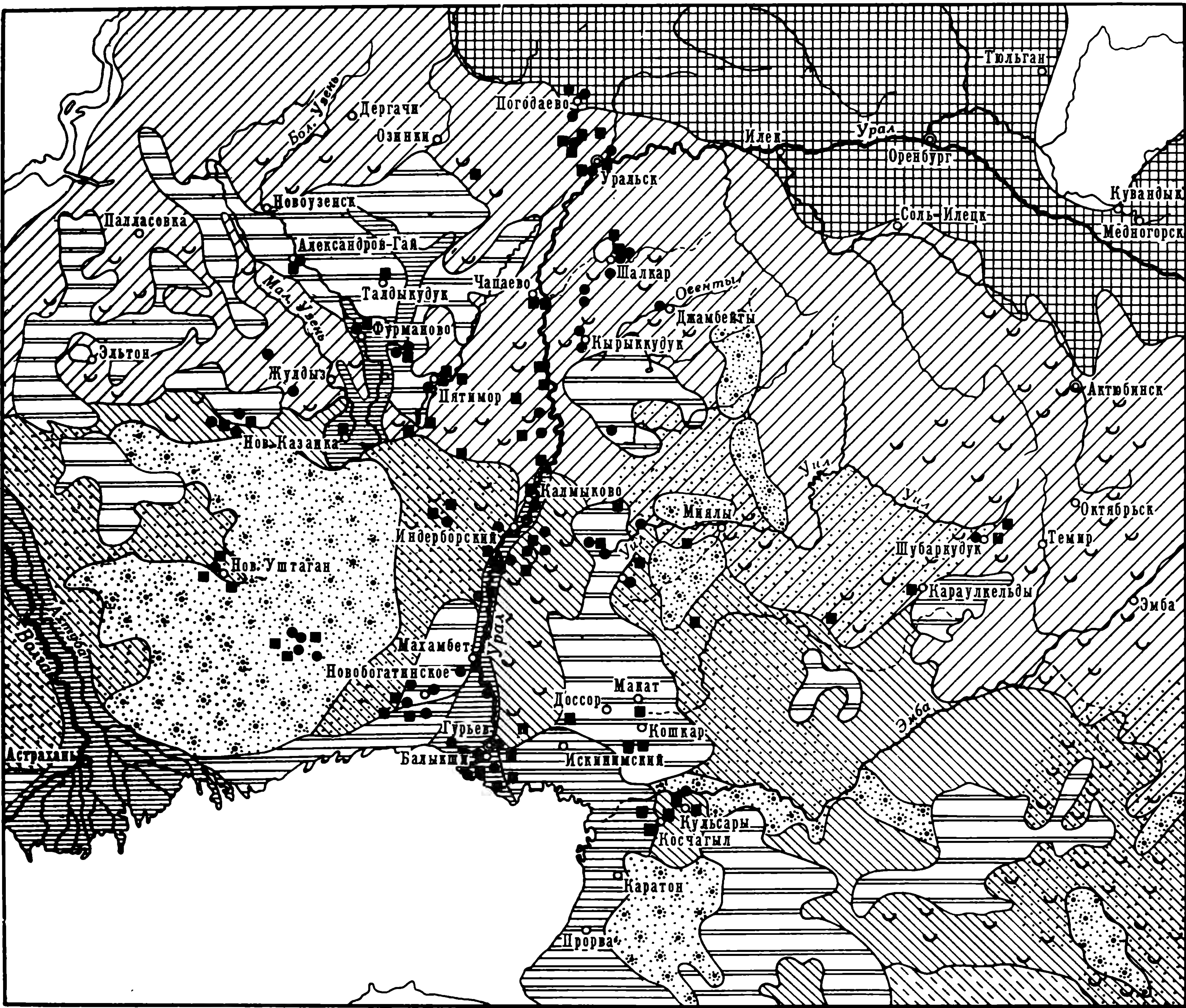


Рис. 75. Почвенная карта Арало-Каспийской низменности

1 — черноземы степной зоны; *2* — каштановые почвы сухих степей; *3* — бурые почвы полупустынь; *4* — серо-бурые почвы пустынь; *5* — пески пустынь и полупустынь; *6* — луговые пойменные почвы; *7* — солончаки сплошными массивами; *8* — солонцы крупными массивами; *9* — солонцы пятнами среди других почв; *10* — песчаные разности почв; *11* — места отбора проб почвы; *12* — места отбора проб воды

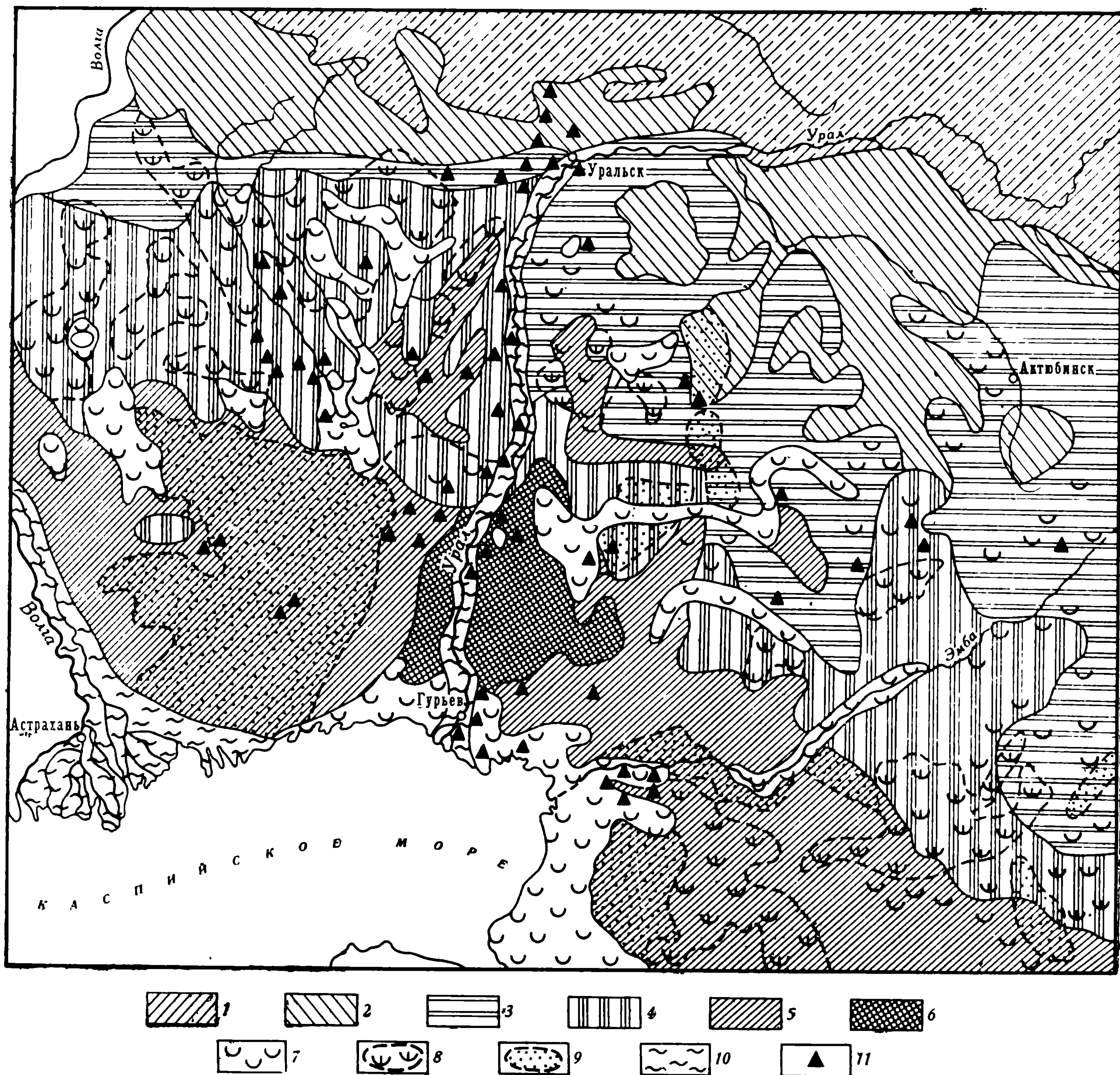
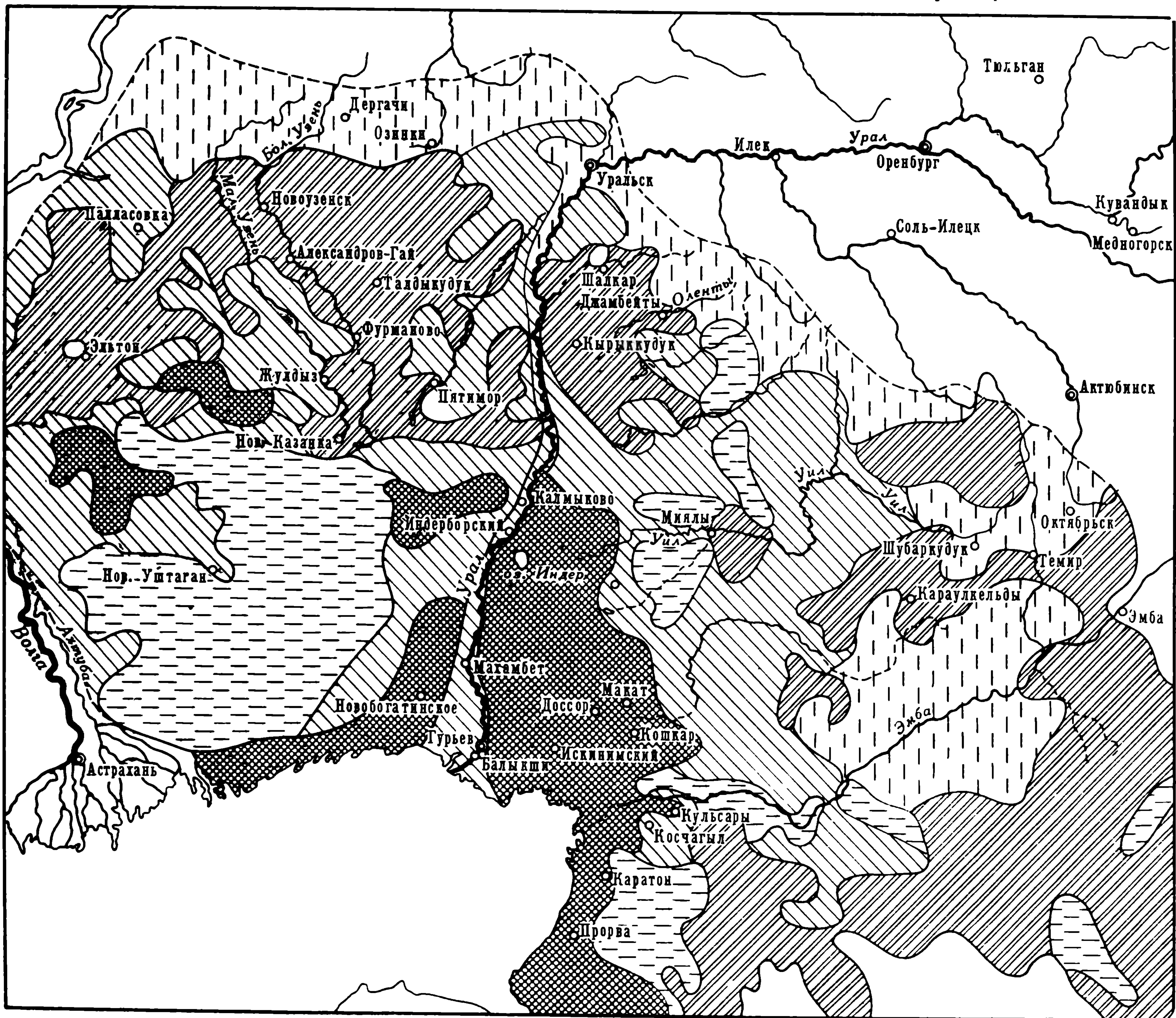


Рис. 76. Карта растительности Арало-Каспийской низменности

1 — разнотравно-дерновинно-злаковые степи; *2* — дерновинно-злаковые степи; *3* — полынно-дерновинно-злаковые степи; *4* — злакополынные степи; *5* — полынные пустыни в сочетании с солянковыми; *6* — солянковые пустыни; *7* — растительность солончаков и засоленных пойм рек; *8* — солонцовые комплексы растительности; *9* — псаммофиты незакрепленных песков; *10* — луговая пойменная растительность; *11* — места отбора проб растений

животных организмах, бор может оказывать влияние на процессы обмена веществ и в этих условиях вызывать определенные биологические реакции живых организмов и в их числе борные эндемии (Ковальский, 1957; Ковальский, Петрунина, 1965; Ковальский, Ананичев, Шахова, 1965). На рис. 75—76 представлены карты почвенные и растительности Арало-Каспийской низменности, на которых показаны места отбора проб почв, воды и растений для анализа на содержание бора. Расположение мест взятия проб показывает характер маршрутной съемки. Большинство обозначенных на карте мест отбора проб почв и растений являются обобщенными и соответствуют каждая 3—4 пробам.

На основную почвенную карту наносились данные содержания бора в почвах и водах. На основной геоботанической карте отмечались данные по содержанию бора в растениях. На основании полученной информации оконтуривались площади с различным содержанием бора, приуроченные к определенным почвенным разностям и растительным группировкам (рис. 77, 78). Эти новые карты являлись обобщенными, но экстраполяция допускалась только под контролем почвенной и геобота-



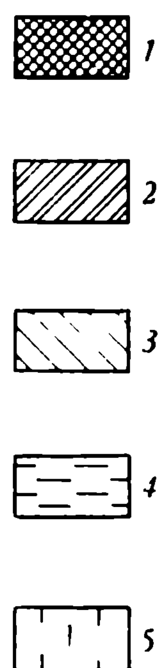
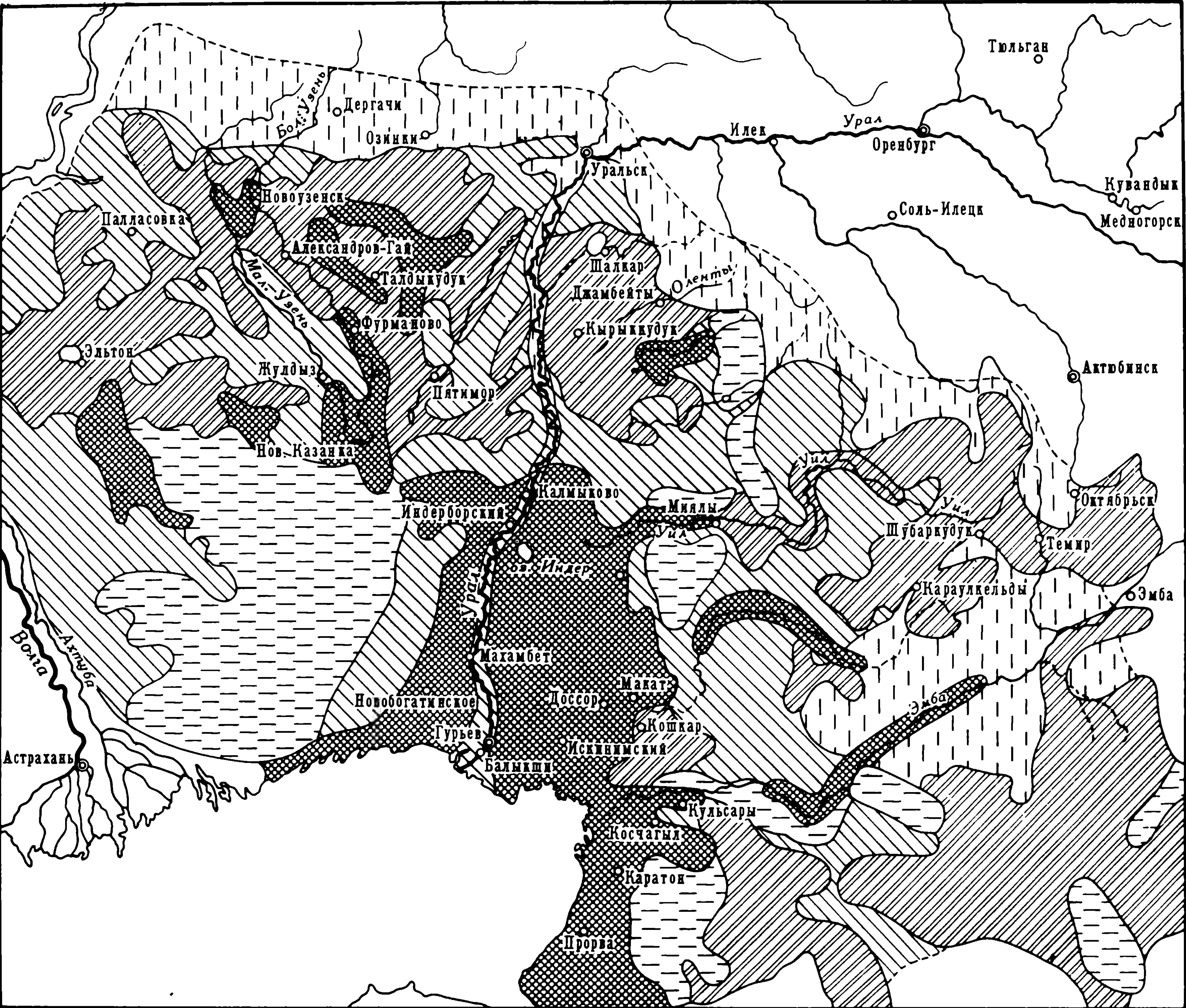


Рис. 77. Карта содержания бора в почвах Арало-Каспийской низменности (концентрации бора даны в *мг/кг* на воздушно-сухую почву

1 — более 70; *2* — от 40 до 70; *3* — от 30 до 40; *4* — от 20 до 30; *5* — менее 20



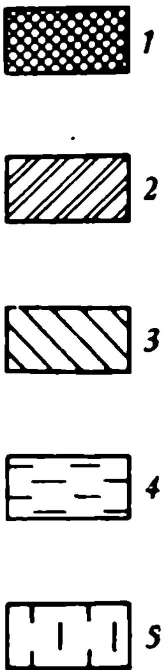
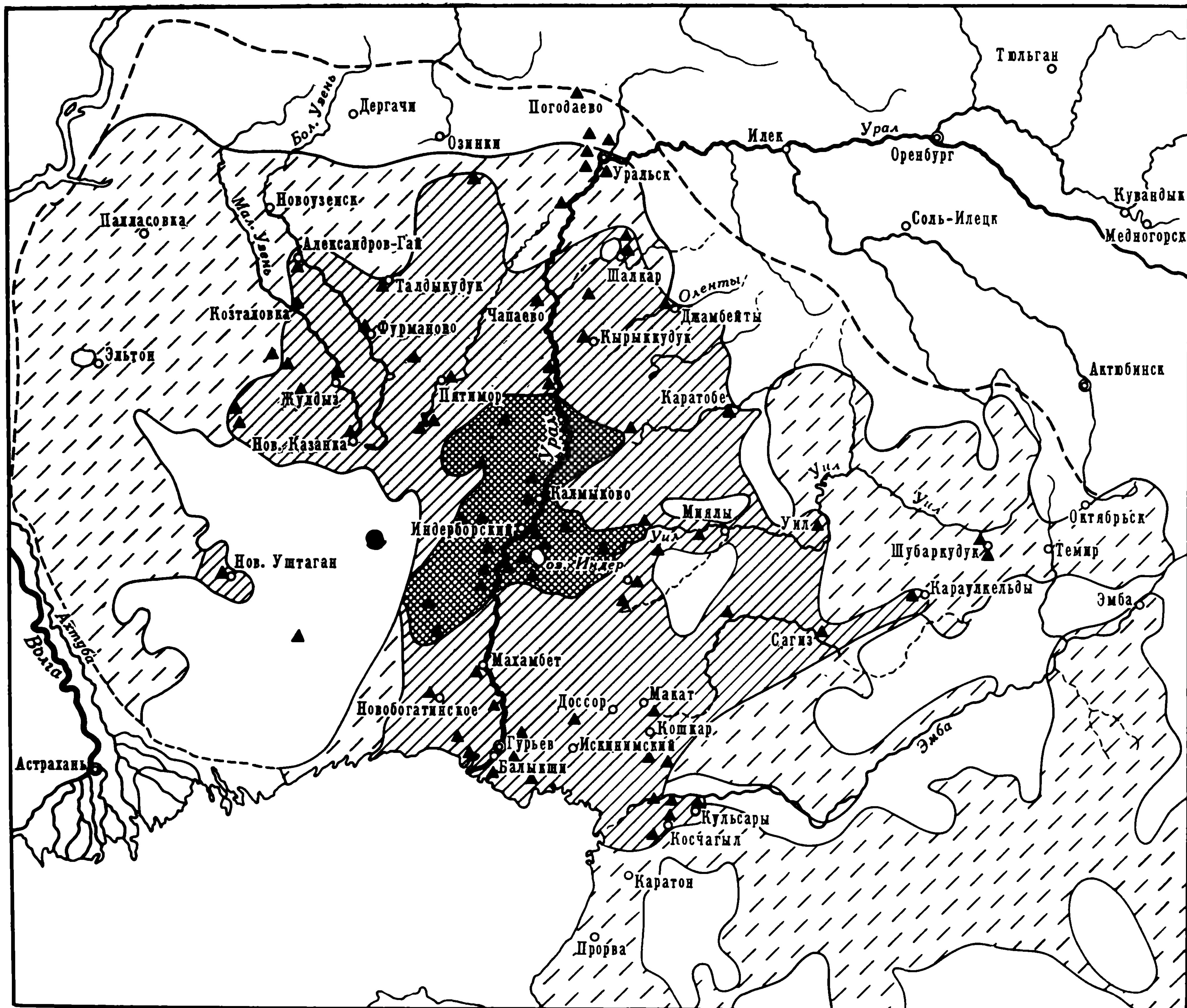


Рис. 78. Карта содержания бора в растениях Арало-Каспийской низменности (концентрации бора даны в *мг/кг* на сухое вещество)

1 — более 70; *2* — от 40 до 70; *3* — от 30 до 40; *4* — от 20 до 30; *5* — менее 20



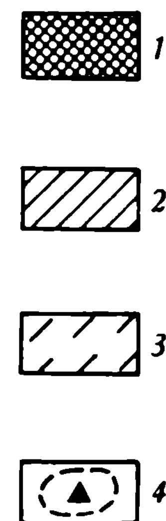


Рис. 79. Карта распространения борной эндемии

1 — район заболевания животных борным энтеритом и аномалий растений; *2* — области возможной эндемии борного энтерита; *3* — области экстраполяции возможного заболевания по данным содержания бора в почвах и растениях; *4* — пункты отбора проб тканей и обследования животных

нической карт. Затем составлялась карта биологических реакций, на которой указывались места проявления эндемических заболеваний животных и морфологических аномалий растений. Путем сопоставления полученных вторичных карт концентрирования бора почвами и растениями при учете характера воздействия изучаемого элемента на живые организмы намечались границы борной биогеохимической провинции (рис. 79). В пределах борной провинции были выделены территории максимального проявления эндемии у животных с низкой и в определенной степени высокой пороговой чувствительностью к бору и территории возможного проявления эндемии у организмов с более низким порогом чувствительности к данному элементу (потенциально опасные районы). Почвенные и геоботанические исследования, а также полученные биогеохимические карты позволили оконтурить территории, где только возможны отдельные случаи борной эндемии. Картографическая работа над биогеохимическим картированием борной провинции, как видно, предусматривала последовательное составление вторичных карт на основе фундаментальных, сопоставление их и создание карты борной биогеохимической провинции (Ковальский, Петрунина, 1970). Критериями дифференциации реакций животных организмов на высокие концентрации бора в среде внутри борной провинции являются не только заболевания эндемическими борными энтеритами, но и изменения обмена бора и других обменных процессов в организме.

Карта борной провинции, показывая коррелятивную зависимость жизни от концентрации бора в среде, дает также количественную характеристику геохимической среды и причинную связь с нею обменных процессов у животных организмов. Поэтому карты биогеохимических провинций позволяют устанавливать пороговую чувствительность животного или растительного организма к концентрации того или другого химического элемента геохимической среды. Эти сложные явления нуждаются в моделировании и экспериментальной проверке, результаты которой также учитываются при картографировании провинций.

Выделение внутри провинции территорий с различной степенью проявления определенного эндемического заболевания или изменений обмена веществ, вызываемых определенным химическим элементом, это общее явление для всех изученных провинций. Во всех случаях мы должны изучать внутри провинции районы наиболее сильного проявления эндемического заболевания, районы изменений химического состава организмов и обмена веществ (географическая патология; Авцын, 1964, 1972), районы возможных изменений обмена веществ и появления эндемий (потенциально опасные территории) и районы, свободные от эндемий.

При чтении карт биогеохимического районирования можно получить информацию об изменчивости у растительных и животных организмов обмена веществ, о зависимости его от геохимических условий среды. Данные геохимической экологии могут охватывать огромные территории, характеризуя в различных их частях общую направленность и специфические изменения обмена веществ. Из сказанного следует, что биогеохимическое районирование и картографирование — это важные способы изучения биосферы, раскрытия картины ее биогеохимического строения. Карты биогеохимического районирования должны войти в географические атласы общие и частные.

III

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНЫХ СУБРЕГИОНОВ БИОСФЕРЫ

Глава 12

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ БОРНЫХ СУБРЕГИОНОВ БИОСФЕРЫ

Борные провинции Северо-Западного Казахстана. Борные пищевые цепи неизбежно должны включать организмы животных и человека, получающих бор из растительной пищи и питьевых вод. Это давало основание считать, что бор, концентрируясь в растительных и животных организмах, может оказать влияние на процессы обмена веществ и, в определенных условиях, вызывать борные токсикозы. Так как избыток бора имеет в Прикаспии древнее происхождение и живые организмы длительное время испытывали влияние повышенных концентраций бора, можно было ожидать, что часть организмов окажутся приспособленными к избытку бора. Поставленные нами вопросы геохимической экологии (Ковальский, 1957, 1958, 1962, 1963) имеют не только теоретический интерес, но и несомненное хозяйственное значение, так как Арало-Каспийская низменность является зоной интенсивного животноводства, которое базируется в основном на естественных пастбищах. Здесь усиливается развитие мясо-молочного скотоводства и ведется большая работа по улучшению местных малопродуктивных пород овец грозненскими мериносами, цигаями, прекосами и каракульскими овцами. Возникает важная задача биогеохимического изучения Арало-Каспийской низменности как области, обогащенной бором, что и послужило основанием для организации в эту зону в 1955—1958 гг. специальных экспедиций Всесоюзного института животноводства и Института геохимии им. В. И. Вернадского АН СССР (Ковальский, Ананичев, Шахова, 1965). Исследованием была охвачена обширная территория борного обогащения, расположенная с запада на восток между западной частью междуречья Волга — Урал и населенными пунктами Урда и Алга, Темир, и ограниченная с севера г. Уральском, с юга — Эмбой и г. Кульсары. Для сравнения реакции растительных и животных организмов на повышенное содержание в среде бора был выбран контрольный район к северу от Уральска на отрогах Общего Сырта, близкий по физико-географическим и хозяйственным условиям к району борного засолонения, но в почвах и водах которого содержание бора приближается к среднему или к концентрации его в эталонных черноземных провинциях. Геохимическая экология, исследующая реакции организмов на геохимические факторы среды, в данном случае — бор, неизбежно должна основываться на обогащении почв и вод бором, на концентрировании его растениями и их биологическими реакциями на избыток бора (см. карты борной провинции — рис. 75—79).

Таблица 32

Содержание бора в почвах (в *мг* %)

Почвы	Борная провинция				Контрольный район			
	Количество образцов	Содержание бора, *мг*%			Количество образцов	Содержание бора, *мг*%		
		максимальное	минимальное	среднее		максимальное	минимальное	среднее
Каштановые	17	8,80	0,11	4,72	19	7,76	0,46	2,64
Черноземы	—	—	—	—	7	3,90	0,13	1,92
Солончаки	32	40.0	2,0	11,47	9	8,65	2,15	4,52
Бурые пустынно-степные	69	356,0	1,4	29,93	—	—	—	—
Солонцы	20	31,82	0,80	10,13	—	—	—	—
Луговые	23	10,89	0,30	2,22	—	—	—	—
Почвы речных пойм	7	5,5	1,90	3.51	—	—	—	—
Пески	12	6,90	1,10	3,42	—	—	—	—

Бор в почвах. Почвы районов борного засолонения накапливают большие количества бора в отличие от почв контрольного района (табл. 32). При этом в районах борного засолонения на общем фоне повышенного содержания бора наблюдаются мозаичные пятна с очень большим накоплением бора (до 0,356% на бурых пустынно-степных почвах). В контрольном районе наблюдается более равномерное распределение бора по всем почвам. Исключением являются луговые почвы, теряющие бор в результате промывания почв паводковыми водами. Если сравнить наши данные со средним содержанием бора в черноземах ($7 \cdot 10^{-4}$%), которые принимаются за эталон (Ковальский, 1958), то бурые пустынные почвы борных районов накапливают бор в 2—508 раз больше, солончаки в 3—57 раз, солонцы в 1,1—45 раз, каштановые и луговые почвы в 0,4—15,6 раза, речная пойма в 2,7—7,8 раза, пески в 1,6—10 раз больше.

По сравнению с дерново-подзолистыми почвами бурые пустынные почвы борных районов богаче бором в 688 раз, солонцы в 73 раза и солончаки в 63 раза.

Различия в содержании бора в одинаковых почвах разных географических районов (Виноградов, 1957; Синягин, 1946; Ковальский, Андрианова, 1970) указывают на то, что накопление бора в почвах, в основном, зависит не от почвообразовательных процессов, а от геологических и геохимических особенностей подстилающих пород (наличие боратовых линз, карстов и т. д.).

Бор в водах. Гидрологический режим Северо-Западного Казахстана относится к полусухому и сухому типам (Максимович, 1955). В северной части борной провинции распространены природные воды карбонатного класса с минерализацией свыше 1 *г/л*. Воды р. Урал относятся к хлоридному классу (Алекин, 1948). Юго-восточная часть борной провинции имеет сульфатные воды с минерализацией свыше 1 *г/л*. Для некоторых озер и грунтовых вод характерны иногда даже рассолы. Из табл. 33, где приведены результаты наших анализов на содержание бора в природных водах Северо-Западного Казахстана, видна обогащенность этим элементом вод борной провинции по сравнению с контрольным районом.

Бор в растениях. Весьма характерное влияние борное засолонение оказывает на развитие растений. У них появляется целый ряд физиологических и морфологических признаков приспособленности к условиям геохимической среды.

Таблица 33

Содержание бора в водах (в *мг* %)

Источник	Борная провинция				Контрольный район			
	Количество образцов	Содержание бора, *мг*%			Количество образцов	Содержание бора, *мг*%		
		максимальное	минимальное	среднее		максимальное	минимальное	среднее
Реки	14	0,28	0,03	0,09	1	—	—	0,03
Колодцы	44	0,5	0,02	0,15	4	0,04	0,03	0,04
Соленые озера	5	10,8	0,09	1,95	—	—	—	—
Пресноводные озера	—	—	—	—	9	0,013	0,065	0,04
Соры	7	3,0	0,60	1,39	—	—	—	—

При не сильном борном обогащении почв растения могут увеличиваться в своих размерах (иногда в 2—3 раза). Листья их становятся более сочными, крупными и даже в самый засушливый период остаются зелеными. Например, в популяциях прутняка (Kochia prostrata Schrat) в этих условиях образуются мощные многостебельные кусты до 80—90 *см* высоты и до 60—70 *см* в диаметре (Буялов, Швыряева, 1955). Произрастающая там же белая полынь (Artemisia lercheana Web.) достигает высоты 50 *см* и 30—40 *см* в диаметре. Отдельные экземпляры в ее популяции содержат до 60—80 стеблей и имеют большое количество генеративных побегов с крупными соцветиями и с большим количеством цветов. Своим характерным зеленовато-серым цветом полынь на обогащенных бором пастбищах резко выделяется на общем фоне растительности. Точно так же увеличиваются в своих размерах и другие растения: итсцегек (Anabasis aphylla L.), терескен (Eurotia ceratoides C. A. M.), кермек полукустарниковый (Limonium suffruticosum Ktze) и многие солянки (Salsola). Цикл развития растений на почвах с большим количеством бора протекает гораздо быстрее (Буялов, Швыряева, 1955).

В местах, где почвы содержат особенно большие количества бора или где он находится в легкоподвижных усвояемых соединениях, некоторые растения приобретают уродливые формы, испытывают угнетение в росте и гибнут. Усиливается ветвление верхушек стеблей с образованием мутовок многочисленных листьев (Буялов, Швыряева, 1955). Например, биюргун (Anabasis salsa Benth, v. depressa) на гидроборацитовых месторождениях образует крупные сильно распластанные формы с укороченными междоузлиями. Подобная изменчивость наблюдается у солероса (Salicornia herbacea L.) (рис. 80) и ряда других солянок. Терескен, прутняк, кермек полукустарниковый на бороносных «красных глинах» приобретают неестественную стелящуюся форму. В этом случае для них характерно пожелтение и опадение листьев, усиление галлообразования. Шерстистая солянка (Salsola Lenata Pall.) поражается гнилью корневой шейки и погибает, не закончив своего развития.

В местах, где бораты выходят почти на поверхность, растительный покров отсутствует совершенно. Встречаются лишь единичные уродливые кустики шерстистой солянки и кермека полукустарникового, которые в конце концов погибают. Лишь натронная солянка (Salsola nitraria Pall.) приспособлена к максимальным концентрациям бора. Она может расти и развивается на почти чистом улексите. Проведенные аналогичные исследования в США (Келлерман, 1920) также указывают на массовую гибель растений от высоких концентраций бора в почвах («Долина смерти» в Калифорнии). Причины изменчивости растений в местах

высокого содержания бора требует дальнейшего детального изучения, так как известно, что некоторые из описанных признаков возникают под действием высоких концентраций других солей, например, хлористого натрия (Келлер, 1928), которыми также обогащены почвы исследуемого района.

В табл. 34 приведены результаты наших анализов растений Северо-Западного Казахстана. Из таблицы следует, что растения популяций различных видов неодинаково реагируют на избыточное содержание бора в различных почвах. Полыни группы A. maritima, например, содержат его тем больше, чем больше бороносность почв. Кроме этих полыней концентраторами бора являются солерос (Salicornia herbacea L.), биюргун (Anabasis salsa Benth.), молочай (Euphorbia sequieriana Neck.) и шерстистая солянка (Salsola lanata Pall.). При этом наблюдается значительная внутрипопуляционная изменчивость по способности концентрировать бор — максимум и минимум содержания бора — пределы внутрипопуляционной изменчивости в различных почвенных условиях на основании анализа средних проб. Наоборот, различные злаки содержат небольшие количества бора независимо от концентрации его в почвах провинции. У них внутрипопуляционная изменчивость концентрирования бора, по-видимому, выражена слабее.

Эндемические заболевания животных в провинции, обогащенной бором. Растения-концентраторы бора представляют известную опасность для животных. Например, овцы выпасаемые на различных пастбищах Северо-Западного Казахстана могут потреблять в сутки с водой и травой в отдельных случаях до 3 *г* бора, в среднем же от 0,086 до 1,457 *г* (табл. 35). Как следует из таблицы, на злаково-разнообразных пастбищах почвенных зон, обогащенных бором, овцы потребляют бора в 4 раза, на белополынных — в 10 раз и на белополынно-солянковых в 40 раз больше, чем овцы свободных от борного засолонения зон. Кроме того, необходимо учитывать дополнительное поступление бора с водой.

Такое значительное содержание бора в суточном естественном рационе не может не сказываться на жизнедеятельности животных, особенно, если учесть, что бор обладает кумулятивными свойствами и овцы каждой хозяйственной популяции характеризуются определенными градациями приспособительности к регулированию обмена бора в организме. Поэтому участниками экспедиций совместно с зооветеринарными специалистами Северо-Западного Казахстана были проведены массовые клинические обследования сельскохозяйственных животных (в основном овец) с целью выявления заболеваний, клиника которых напоминает борные токсикозы — острые или хронические. Эти обследования позволили выявить более или менее локальное распространение тяжелых поражений желудочно-кишечного тракта овец в местах выпаса их на обогащенных бором пастбищах Западно-Казахстанской и Гурьевской областей.

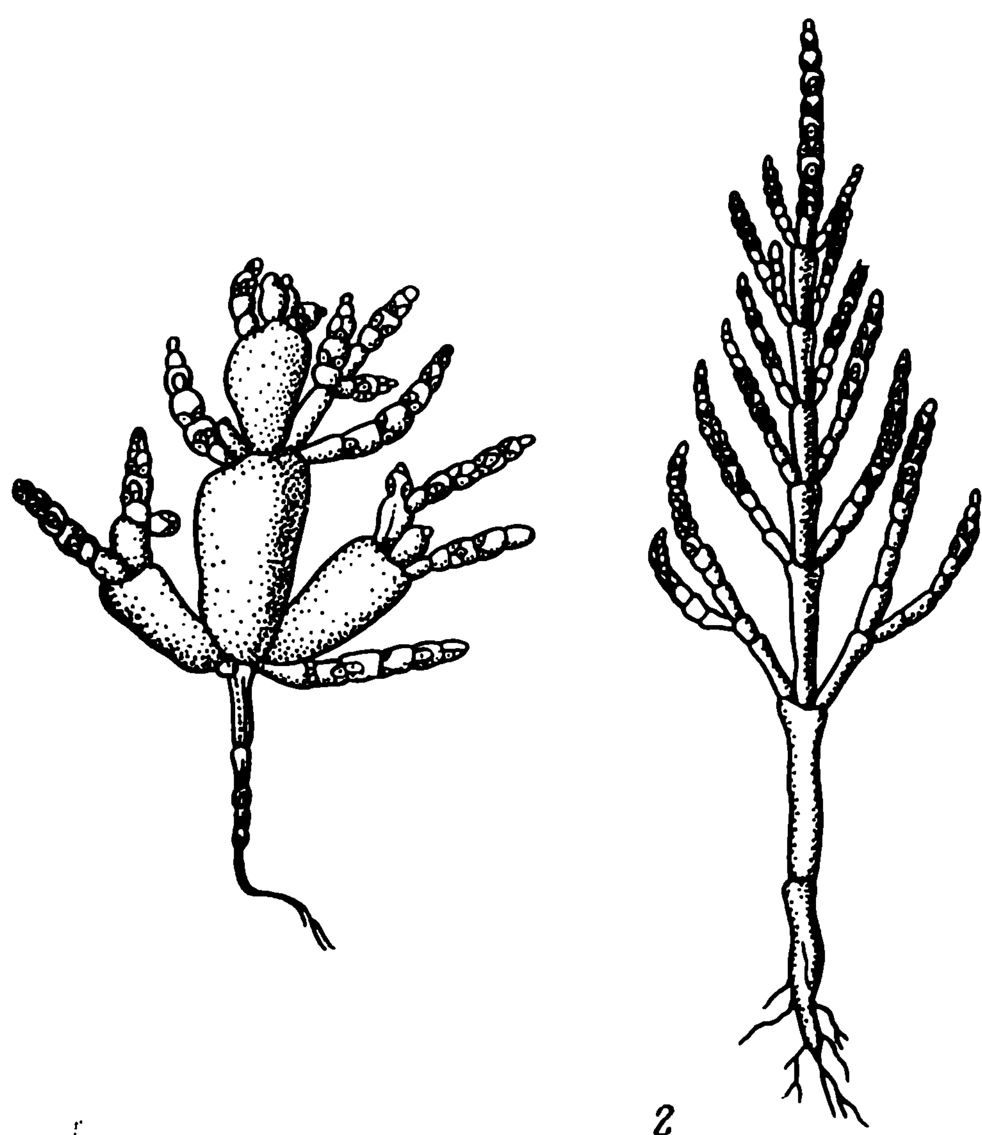


Рис. 80. Солерос (Salicornia herbacea) из борной биогеохимической провинции. Справа — нормальное растение, слева — измененная форма (по Н. И. Буялову и А. А. Швыряевой, 1955)

Таблица 34

Содержание бора в растениях Северо-Западного Казахстана

Почва, на которой взято растение	Борный район: количество средних образцов	Борный район: содержание бора, мг%: максимальное	Борный район: содержание бора, мг%: минимальное	Борный район: содержание бора, мг%: среднее	Контрольный район: количество средних образцов	Контрольный район: содержание бора, мг%: максимальное	Контрольный район: содержание бора, мг%: минимальное	Контрольный район: содержание бора, мг%: среднее
Полынь белая (Artemisia Lercheana Wed.)								
Бурые пустынные	19	176,00	3,00	34,18	—	—	—	—
Солончаки	4	39,40	0,62	14,72	—	—	—	—
Луговые незасоленные	8	32,81	6,20	6,35	—	—	—	—
Пески	4	6,00	2,40	3,80	—	—	—	—
Каштановые	3	3,10	2,90	3,03	6	3,71	1,43	2,13
Черноземы	—	—	—	—	2	3,80	2,50	3,15
Почвы речных пойм	3	3,60	2,10	3,00	—	—	—	—
Кермек полукустарниковый (Limonium suffruticosum Ktze)								
Солончаки	4	29,00	0,28	9,18	—	—	—	—
Бурые пустынные	7	29,00	0,15	8,89	—	—	—	—
Пески	1	—	—	5,90	—	—	—	—
Почвы речных пойм	3	5,80	4,20	5,20	—	—	—	—
Каштановые	4	5,20	1,10	3,65	1	—	—	2,12
Луговые незасол.	1	—	—	1,25	—	—	—	—
Черноземы	—	—	—	—	1	—	—	2,12
Солерос европейский (Salicornia herbacea L.)								
Бурые пустынные	5	23,00	12,00	17,92	—	—	—	—
Почвы речных пойм	2	4,50	3,20	3,85	—	—	—	—
Солончаки	1	—	—	4,00	—	—	—	—
Каштановые	—	—	—	—	1	—	—	1,83
Пырей ползучий (Agropyrum repens L.)								
Солончаки	1	—	—	2,17	—	—	—	—
Луговые	3	0,94	0,21	0,66	—	—	—	—
Бурые пустынные	6	2,04	0,10	0,55	—	—	—	—
Каштановые	1	—	—	0,22	—	—	—	—
Пески	1	—	—	0,11	—	—	—	—

Эти заболевания, названные нами борными энтеритами, поражают как молодых, так и взрослых животных. Правда, молодняк заболевает несколько чаще. Особенно сильно поражаются ввозимые в Северо-Западный Казахстан в целях улучшения местных пород грозненские мериносы, прекосы и цигаи. Аборигенные породы страдают несколько меньше (рис. 81).

Анализ статистических сведений областных сельскохозяйственных управлений показал, что в районах борного обогащения в среднем поражаются заболеваниями желудочно-кишечного тракта и легких около 16% всего поголовья со смертностью до 41% от числа заболевших. Соответственно в районах, свободных от борного обогащения, заболевает всего лишь около 4% со смертностью до 16% от числа заболевших. Значительно больший процент заболеваемости и смертности в районах борного обогащения можно объяснить только неблагоприятным влиянием из-



Рис. 81. Истощенная овца вследствие заболевания борным энтеритом в борной биогеохимической провинции (Северо-Западный Казахстан)

бытка в кормах и питьевых водах бора, так как все другие условия содержания и кормления одинаковы.

Большая часть заболеваний падает на весенне-летний период. В это время овцы выпасаются на пастбищах, расположенных на бурых и пустынно-степных почвах, которые сильно обогащены бором. Зимой же часть овец отгоняется в пойму р. Урал и подкармливаются луговым сеном с небольшим содержанием бора. Те овцы, которые зимуют на солянковых пастбищах побережья Каспийского моря, болеют и зимой. Продолжительность болезни определить было трудно, так как больные животные обычно забивались, но в единичных случаях удалось установить, что заболевание длится 1,5—2 месяца и заканчивается смертью. Иногда отмечались и «молниеносные» формы с гибелью животных через 3—4 дня после начала заболевания.

У овец, пораженных борными энтеритами, отмечается общее истощение и угнетение, но аппетит сохраняется и не извращен. Отмечает-

Таблица 35

Содержание бора в свежескошенном разнотравье (*г/кг*) и суточном рационе овец (в г/сутки) на различных пастбищах (август, 1956 г.)

Злаково-разнообразное пастбище		Белополынное пастбище		Белополынно-солянковое пастбище	
Лугово-пойменные почвы		Буро-пустынные почвы		Солончаки	
не обогащенные бором	обогащенные бором	не обогащенные бором	обогащенные бором	не обогащенные бором	обогащенные бором
Пастбищное разнотравье					
0,014	0,057	0,092	0,971	0,014	0,786
Суточный рацион (в среднем 1500 *г* сухой растительности)					
0,021	0,086	0,138	1,457	0,021	1,179

ся повышенная жажда. Характерны поносы, сменяющиеся запорами. Моча со слизью и кровью. Позднее в силу понижения резистентности организма присоединяются явления бронхопневмонии: болезненный глухой кашель, хрипы, слизисто-гнойное истечение из носа, одышка. Температура поднимается до 43°. На груди появляются отеки, нередки воспаления суставов конечностей. Кроме того, в некоторых случаях к концу заболевания наблюдаются судороги, дрожь, контрактуры, параличи и манежные движения.

Необходимо отметить весьма сильное распространение в районах максимального борного обогащения в ряде районов Гурьевской обл. крупозного воспаления легких у верблюдов (т. н. «черное легкое») и тяжелых энтеритов у телят.

Большая нагрузка организма бором приводит к общему понижению резистентности и тяжелому течению обычных инфекционных и неинфекционных заболеваний.

Необходимо учитывать, что эндемические заболевания, вызываемые избытком или недостатком в среде определенных микроэлементов чаще поражают только около 10—20% животных каждой популяции, тогда как большая часть их остается здоровой, приспособленной к регуляции обмена экстремального эндемического фактора. Выяснение процессов приспособления животного организма к недостатку или избытку микроэлементов представляет не меньший интерес, чем процессов развития эндемического заболевания. Эта проблема связана с гетерогенностью популяций. Только глубокая физиологическая, биохимическая и генетическая характеристики организмов, составляющих популяцию может явиться основой для понимания механизмов заболевания и устойчивости к экстремальным геохимическим факторам среды.

Концентрирование бора органами и тканями овец и обмен бора у них. Нами было изучено на большом количестве клинически здоровых овец распределение бора в их органах и тканях.

Таблица 36

Бор в тканях и органах здоровых овец (в *мг* % на сырую ткань)

Органы и ткани	Борная провинция			Контрольный район		
	Содержание бора, *мг*%			Содержание бора, *мг*%		
	минимальное	максимальное	среднее	минимальное	максимальное	среднее
Легкие	0,016	0,087	0,043 (5) *	0,032	0,074	0,048 (4)
Почки	0,088	0,456	0,258 (4)	0,014	0,077	0,042 (3)
Жировая ткань	0,024	0,243	0,084 (4)	0,006	0,032	0,019 (2)
Печень	0,003	0,094	0,044 (4)	0,014	0,017	0,016 (2)
Головной мозг	0,037	1,208	0,464 (5)	0,052	0,052	0,052 (1)
Скелетные мышцы	0,027	0,357	0,103 (5)	0,044	0,065	0,056 (4)
Селезенка	0,016	1,002	0,242 (5)	0,006	0,069	0,031 (4)
Трубч. кость	0,023	0,087	0,051 (5)	0,036	0,036	0,036 (1)
Кровь .	0,007	0,072	0,027 (3)	0,002	0,031	0,019 (3)
Щитовидная железа	0,139	1,190	0,665 (2)	0,659	0,659	0,659 (1)
Надпочечники	—	—	—	0,058	0,058	0,058 (1)
Шерсть	0,173	0,173	0,173 (1)	0,200	0,200	0,200 (1)
Костный мозг	0,327	0,327	0,327 (1)	0,101	0,101	0,101 (1)

* Цифра в скобках — количество подопытных животных.

Овцы районов борного обогащения накапливают значительно большие количества бора, чем контрольные животные. Еще больше бора накапливается в организме больных овец, взятых с пастбищ, обогащенных бором (табл. 36, 37). Таким образом, биологическая реакция сельскохозяйственных животных на избыточное поступление бора с кормом и водой, выражающаяся в развитии борных энтеритов, сопровождается значительным обогащением организма бором. Во всем организме контрольных овец, входящих в состав популяции контрольного района, содержится всего 24,5 *мг* бора, а у овец клинически здоровых и больных борными энтеритами, взятых с обогащенных бором пастбищ (обе группы входят в состав одной популяции), его содержание соответственно увеличивается до 39,2 и 145,4 *мг*. Эти данные характеризуют гетерогенность популяции овец борной провинции по способности регулировать обмен бора при его избытке в рационе.

У этих трех групп овец отмечаются и резкие различия в выделении из организма бора и других минеральных веществ (табл. 39). При этом, прежде всего обращает на себя внимание задержка бора в организме овец, взятых с обогащенных бором пастбищ. Эта задержка особенно велика у животных, больных борными энтеритами, у которых почти полностью прекращается экскреция бора почками.

Обмен меди и цинка у овец находится в определенной зависимости от обмена бора. У клинически здоровых овец из борного района наблюдается задержка меди и цинка в организме. У больных овец, наоборот, происходит усиленное их выделение (отрицательный баланс). Обмен кальция и фосфатов также имеют свои особенности: у больных резко увеличивается выведение почками кальция и в небольшой степени фосфора. Отрицательный азотистый баланс у больных овец объясняется большой потерей азотистых веществ при поносах. Таким образом, избыточное поступление бора с кормами и водой не только приводит к накоплению его в организме, но и вызывает определенные изменения обмена минеральных и других веществ.

В условиях борной провинции борвыделительная функция почек в среднем мало тормозится у здоровых людей и больных острыми энтеритами (районы, обогащенные бором), тогда как при хронических энтеритах, наоборот, сильно возрастает (табл. 38). Можно предположить, что в рационах человека не достигается пороговое содержание бора, при котором может сильно тормозиться борвыделительная функция почек.

Таблица 37

Бор в организме больных овец борного района (в *мг*% на свежую ткань)

Органы и ткани	Содержание бора, *мг*%			Органы и ткани	Содержание бора, *мг*%		
	минимальное	максимальное	среднее		минимальное	максимальное	среднее
Легкие	0,017	0,277	0,120 (3) *	Трубчатая кость	0,026	0,037	0,031 (3)
Почки	0,048	0,736	0,389 (3)	Кровь	0,008	0,060	0,031 (4)
Жировая ткань	—	—	—	Щитовидная железа	0,484	1,060	0,772 (2)
Печень	0,070	4,910	2,334 (3)	Надпочечники	0,114	0,213	0,163 (2)
Головной мозг	0,021	0,303	0,109 (4)	Шерсть	—	—	—
Скелетные мышцы	0,020	1,559	0,553 (3)	Костный мозг	1,025	1,025	1,025 (1)
Селезенка	0,060	4,011	2,358 (3)				

* Цифры в скобках — количество подопытных животных.

Таблица 38

Содержание бора в суточной моче человека

№ группы	Группы	Число исследований	Суточное количество мочи, *мл*	Среднее содержание бора, $n \cdot 10^{-4}$ *г*	Пределы колебаний бора, $n \cdot 10^{-4}$ *г*
I	Здоровые, г. Уральск (контроль)	5	500—1250	5	2—8
II	Здоровые, борная провинция (контроль)	6	930—2850	25	0,1—5
III	Больные острыми энтеритами, борная провинция	6	600—2100	39	0,2—8
IV	Больные хроническими энтеритами, борная провинция	8	700—3800	29	1—70

Возможные биохимические механизмы действия избытка бора на организм в условиях борной биохимической провинции. Выяснение механизма действия избытка бора на организм затрудняется тем обстоятельством, что физиологическая роль бора в организме пока неизвестна. Хотя на растениях показано, что бор влияет на такие важные биохимические процессы, как обмен углеводов и белков (Школьник, 1939; Школьник, Макарова, Стеклова, 1947; Wadleigh, Shive, 1939; Gauch, Dugger, 1953; Sisler, Dugger, Gauch, 1956; Ilrath, Palser, 1956), фотосинтез (Яковлева, 1952, 1955), окислительно-восстановительные процессы (Школьник, Макарова, 1958; Пейве, Крауя, 1957; Ковалева, 1958) и нуклеиновый обмен (Школьник, Соловьева, 1961; Школьник, Маевская, 1962), почти ничего неизвестно о том, каким путем осуществляется это влияние. Кроме того, нет исследований, показывающих, что подобное влияние бора на обмен веществ наблюдается в животном организме. При выяснении механизмов действия бора на организм в условиях борной биогеохимической провинции мы должны были изучить возможную роль бора в возникновении эндемических заболеваний. Для борного энтерита типично поражение кишечника, характеризующееся неполным перевариванием пищи. Последнее может быть следствием понижения активности ферментов кишечного тракта, о чем можно судить по активности протеиназ и амилазы экстрактов, приготовленных из слизистой оболочки кишечника. Сравнение активности таких экстрактов для трех групп животных — больных и здоровых — обогащенного бором района, и здоровых контрольных, взятых вне зоны обогащения, может быть использовано для выяснения рассматриваемого вопроса.

Нами измерялась активность ферментов, участвующих в превращении основных компонентов пищи овец — белков и углеводов. Полученные данные показывают, что в активности исследуемых ферментативных экстрактов трех групп животных имеются существенные различия. Так, протеолитические ферменты слизистой оболочки кишечника у больных и здоровых баранов, обогащенного бором района, в 2 раза, а поджелудочной железы — на 9% менее активны, чем у контрольных. Активность амилазы заметно понижена у больных животных по сравнению со здоровыми и контрольными. Очевидно, что снижение ферментативной активности кишечника имеет непосредственное отношение к описанному заболеванию овец и, по-видимому, является сопутствующим ему признаком. Оно объясняет неполную перевариваемость пищи и плохое усвоение ее организмом.

Таблица 39

Обмен бора и других химических элементов у овец: контрольных (I группа), клинически здоровых овец с обогащенных бором пастбищ (II группа) и у овец больных борным энтеритом с обогащенных бором пастбищ (III группа)

Химический элемент	Поступление бора с суточным рационом, *г*			Выделение бора из организма за сутки через кишечник					
	I группа	II группа	III группа	I группа		II группа		III группа	
				г	%	*г*	%	*г*	%
B	0,0067	0,0275	0,0269	0,0022	32,8	0,0090	32,7	0,0054	20,6
Cu	0,0055	0,0108	0,0092	0,0045	81,8	0,0061	56,5	0,0106	115,2
Zn	0,0113	0,0149	0,0140	0,0084	74,3	0,0099	66,5	0,0127	90,7
Ca	4,2	4,8	4,3	3,3	77,4	3,3	69,7	3,4	77,6
P	1,7	2,4	2,4	4,2	245,4	3,4	13,9	1,6	64,9
N	33,7	54,8	34,8	19,0	56,3	26,3	47,9	46,1	133,3

Можно предполагать, что непосредственной причиной снижения активности ферментов кишечника является избыток бора в организме овец (Ковальский, Шахова, 1962). С этим согласуется ряд литературных данных, указывающих на то, что in vitro под влиянием добавок борной кислоты может происходить отчетливое угнетение ферментов, расщепляющих белки (Bersin, Berger, 1948; Jorgensen 1935). В последнее время было показано, что диаррея может возникать в результате недостаточной активности, даже только одних ферментов, расщепляющих сахара (Weyers a. oth., 1961).

Эти данные подкрепляют наши выводы, тем более, что при борных энтеритах понижена активность не только кишечной амилазы, но и протеолитических ферментов кишечника и поджелудочной железы.

У человека, согласно исследованиям А. М. Красновой по данным Биогеохим. лабор. АН СССР в 1958 г., заболевания энтеритами в условиях борной провинции сопровождаются изменением активности энтерокиназы и фосфатазы кала (Шлыгин, 1950; Фомина и др., 1952): при острых энтеритах несколько повышается активность энтерокиназы (на 33%) и фосфатазы (более 40%), а при хронических — значительно снижается (соответственно на 50% и 20%), несмотря на выведение больших количеств бора почками (табл. 38). Возможно высокое содержание бора и в кале. Как видно, у человека при хронических энтеритах в условиях борной провинции тормозится в кишечнике не только протеолиз, но и фосфатазное расщепление липидов, нуклеотидов и фосфорных соединений, что может явиться важным фактором патогенеза хронического энтерита.

Биологический антагонизм бора и меди, и пути разработки мероприятий, предупреждающих борные энтериты. При изучении обмена бора в растительных организмах (Школьник, Макарова, 1949) были установлены антагонистические взаимоотношения между бором и медью. Меньшая потребность злаков в боре объяснялась, например, большой выносливостью их к меди. Анализ результатов наших обменных опытов также показал определенные антагонистические взаимоотношения между бором и медью: уменьшение выделения бора сопровождается увеличением выделения меди и кальция. Было выдвинуто предположение, что избыточное введение в организм больных овец меди может привести к усиленному выделению из органов и тканей накопившегося там бора. С целью подтверждения этого предположения был изучен обмен минеральных веществ у овец с типичной формой борного энтерита при введении в их рацион 152 *мг* $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ в сутки. Результаты опыта приведены в табл. 40.

Выделение бора из организма за сутки						Задержка бора в организме за сутки					
через почки						I группа		II группа		III группа	
I группа		II группа		III группа							
г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%
0,0056	83,6	0,0065	23,6	0,0001	0,4	—	—	0,0120	43,7	0,0213	79,0
0,0002	3,4	0,0006	5,6	0,0015	16,3	0,0008	14,8	0,0041	37,9	—	—
0,0001	0,9	0,0006	4,0	0,0004	2,9	0,0028	24,8	0,0044	29,5	0,0009	6,4
0,1	3,5	0,2	4,7	0,8	18,9	0,8	19,1	1,2	25,6	0,2	3,5
0,01	0,6	0,01	0,6	0,1	3,9	—	—	—	—	0,8	31,2
7,5	22,4	14,2	25,9	3,6	10,3	7,0	21,3	13,3	26,2	—	—

Анализ табл. 40 показывает, что нагрузка больных овец медью приводит к увеличению экскреции бора; почки при этом выделяют его в 79 раз больше. Таким образом, в результате каких-то антагонистических взаимодействий в организме избыток меди вытесняет бор из его тканевых депо; последний начинает выделяться через свой основной экскреторный путь — почки (несмотря на развивающийся нефрозо-нефрит).

Таблица 40

Влияние медных подкормок на выведение из организма бора и других веществ у овец больных борным энтеритом (в процентах от количества, поступившего с пищей)

Элемент	Без подкормки медью			С подкормкой медью		
	содержание в кале	выделено почками	выделено всего	содержание в кале	выделено почками	выделено всего
B	30,9	0,2	31,1	38,7	15,7	54,4
Cu	98,7	14,7	113,4	95,5	6,0	101,5
Zn	44,6	3,4	48,0	54,3	3,1	57,4
Ca	55,5	22,5	78,0	76,3	5,5	81,8
P	110,9	11,2	122,1	86,0	6,8	92,8
N	110,4	8,9	119,3	74,5	14,7	89,2

В наших опытах мы не смогли привести баланс бора к равновесию (в организме остается почти половина принимаемого с кормом и водой бора). Все же применение солей меди в качестве специфической минеральной подкормки заслуживает определенного внимания.

Обмен цинка существенно не изменяется, если не считать некоторого увеличения его выделения из организма через кишечник. Наблюдаются некоторые изменения и в обмене кальция, фосфора и азота. В 1,3 раза возрастает выделение кальция через кишечник; через почки, наоборот, экскреция уменьшается. Фосфорный баланс уравнивается за счет уменьшения его выделения как через кишечник, так и через почки. Азотистый баланс становится положительным. Возможно, что здесь играет некоторую роль (вяжущее) действие сернокислой меди на стенку кишечника, что приводит к уменьшению поносов и, соответственно, к уменьшению выделения азотистых веществ через кишечник.

Однако для окончательной разработки мероприятий по применению солей меди в качестве специфической минеральной подкормки, которая предупреждала бы заболевания овец борными энтеритами, необходим еще целый ряд физиологических и хозяйственных опытов в различных комбинациях и на большом поголовье скота. Эти опыты крайне необходимы для разработки оптимальных доз медных подкормок, определения времени их применения, а также для изучения возможных побочных явлений.

Проведенные исследования показали, таким образом, что высокое содержание бора в пастбищных кормах и питьевых водах ряда районов Западно-Казахстанской и Гурьевской областей вызывает эндемические борные энтериты, приносящие значительный ущерб овцеводству (рис. 79).

Предупреждение эндемий, вызываемых избытком того или иного микроэлемента, представляет очень сложную задачу. В случае недостаточности отдельных микроэлементов эндемии ослабляются и, иногда, ликвидируются простым прибавлением недостающего элемента к основному рациону. При избыточном содержании того или иного микроэлемента, в том числе бора, необходимы мероприятия или предупреждающие поступление вредящего элемента в организм, или способствующие его быстрому выведению из организма. В первом случае необходима замена белополынных и солянковых бурьянистых пастбищ сеяными злаково-разнотравными, которые никогда в условиях изученных провинций не накапливают больших количеств бора (см. рис. 87). Борная биогеохимическая провинция Северо-Западного Казахстана должна стать злаковым поясом. Эта замена должна сопровождать намечаемое здесь обводнение пустынных пастбищ за счет постоянных обширных плесов с пресной водой путем строительства плотин на пересыхающих речках и проведения целого ряда других мероприятий. Одновременно здесь намечается большая работа по развитию искусственного травосеяния. Заслуживают определенного внимания также опыты по изучению биологического антагонизма бора и меди в организме сельскохозяйственных животных. На основе этих опытов будет возможно в будущем разработать комплекс эффективных мероприятий по ликвидации борных энтеритов овец, путем применения специфических подкормок солями меди.

Глава 13

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТКА МЕДИ, ИЗБЫТКА МОЛИБДЕНА И СУЛЬФАТОВ

Эндемическая атаксия в СССР распространена в сухостепной, полупустынной, пустынной биогеохимической зоне. Впервые она была описана в степях Терско-Кумско-Сулакской низменности (Полыковский, Яковлев, 1952; Аливердиев, 1954), образующих биогеохимическую провинцию, которая простирается полосой в 40—60 *км* шириной вдоль северо-западного побережья Каспийского моря и лежат ниже уровня океана. Эта провинция характеризуется лугово-степными солончаковыми и песчаными почвами. На пастбищах этой зоны в зимнее время, в период суягности, выпасаются овцы. Эндемическая атаксия распространяется среди них в период весеннего окота.

Возникновение эндемической атаксии связано с действием геохимических природных факторов среды. Это типичное эндемическое (местное)

заболевание. Поэтому следует отказаться от разнообразных местных названий этого заболевания и от названия «энзоотическая атаксия», приняв единую номенклатуру — «эндемическая атаксия», которая соответствует современному стремлению унифицировать терминологию для местных заболеваний организмов — растений, животных и человека, вызываемых геохимическими факторами среды, называя их эндемическими болезнями.

Эндемическая атаксия была открыта также в других местах сухостепной, полупустынной, пустынной биогеохимической зоны: в Узбекской ССР М. А. Ришем у овец, коз и крупного рогатого скота (1964); в Ставропольском крае К. Ф. Музафаровым и др. у овец (1956); в Азербайджане Н. З. Эюбовым у овец, коз и крупного рогатого скота и буйволов (1966); в южной части Дагестана Т. М. Гиреевой у буйволов (1967). В других странах эндемическая атаксия наблюдается, кроме указанных животных, у лам, может быть у свиней, лошадей, но обычно, как и у нас, преимущественно у жвачных животных (табл. 41). Это заболевание охватывает значительные территории и приносит большие хозяйственные убытки.

Регион биосферы — сухостепная, полупустынная, пустынная биогеохимическая зона имеет характерные геохимические признаки. Из 1275 исследованных в этой зоне образцов почв 12,2% содержат недостаточное количество меди (от менее 6,0 до $15 \cdot 10^{-4}$%); 85% почв обеспечены медью. Содержание молибдена в этой зоне было определено в 200 образцах почв. Было установлено, что 23% почв содержат избыточное количество молибдена (более $4 \cdot 10^{-4}$%) и около 20% — близкое к избыточному (в сумме 43% образцов почв обогащены молибденом). В изучаемой зоне часто встречаются почвы, богатые бором (87% образцов почв из 500 исследованных содержат более $30 \cdot 10^{-4}$% бора). В сухостепной, полупустынной, пустынной зоне распространены почвы с сульфатным засолением.

Биогеохимические провинции эндемической атаксии характеризуются повышенным содержанием молибдена и сульфатов, иногда пониженным — меди.

Таким образом, эти провинции можно отнести к зональным, несмотря на отсутствие данных о связи эндемии с распространением других характерных для зоны химических элементов.

Содержание меди, молибдена и сульфатов в почвах провинций эндемической атаксии сравнительно с биохимическими зонами и контрольными для провинций районами приведено в табл. 42.

Сопоставление данных, приведенных в табл. 42, показывает, что в условиях эндемических провинций наблюдаются значительные колебания содержания в почве меди — от нижней границы нормы ($16{,}9 \cdot 10^{-4}$%) до хорошо выраженного недостатка ее ($5{,}1 \cdot 10^{-4}$%), молибдена — от нормального содержания ($2{,}6 \cdot 10^{-4}$%), часто до значительного повышения ($9{,}4 \cdot 10^{-4}$%) и сульфатов во всех случаях в количествах превосходящих их нормальное содержание в 2—6 раз (вместо 0,26% содержание сульфатов достигает 0,45—1,4%). Весьма характерные величины для провинций эндемической атаксии имеет соотношение Cu : Mo : SO_4''. Для провинции Дагестана и Узбекистана оно равно в среднем 1 : 0,41 : 651, для Азербайджана — отношение Cu : Mo равно 1 : 1,08, тогда как для почв Европейской части РСФСР — 1 : 0,13 : 112. В почвах провинций эндемической атаксии несомненно повышено относительное количество Mo и SO_4'' при пониженном или нормальном содержании меди. В случае, когда соотношение между медью и молибденом изменено еще сильнее (Армянская ССР, Анкаван — 1 : 1,38), наблюдаются новые биологические эффекты: у овец — молибденозис, у человека заболевание с признаками подагры (молибденовая подагра).

Соотношение меди и молибдена в травянистой растительности (средние пробы укосов пастбищ и лугов) таежнолесной нечерноземной зоны, лесостепной и степной черноземной зоны (отношение Cu : Mo соответст-

Таблица 41

Биогеохимические провинции медной недостаточности различных стран мира (по В. В. Ковальский, Риш М. А., 1970б)

Страна и местность	Вид животных	Характеристика пастбищ и кормовых условий	Название эндемии	Основные признаки заболевания	Сопутствующие факторы	Литературный источник
Перу, побережье	Овцы (ягнята), ламы	—	Ренгуера, энзоотическая параплегия	Демиелинизация ЦНС, спастические парезы, параплегия	—	1
Великобритания: Девон, Корнуэлл, Уоркшир, Дербишир, Абердиншир, Сомерсетшир и др.	Овцы (ягнята), крупный рогатый скот	Содержание меди в травах 7—15 *мг/кг*, молибдена — 0,3—1,2 *мг/кг*, сульфатов — 0,25, редко 1%	Свейбэк, свинг(л)-бэк, варфа	Демиелинизация ЦНС, низкий уровень меди в печени и крови	Неизвестный фактор, плохо усваиваемые комплексные соединения меди в растениях, иногда повышенное содержание свинца, цинка, молибдена	2
Великобритания: юго-восток Шотландии	Овцы (ягнята), крупный рогатый скот	Почвы на меловых известняках. Содержание меди в травах 5—8 *мг/кг*; молибдена — 1,25 *мг/кг*, свинца — 4,5 *мг/кг*		Демиелинизация ЦНС, низкий уровень меди в печени и крови	Без осложняющих факторов	3
Канада: Манитоба, Восточное Онтарио	То же	Повышенное содержание в кормах молибдена — до 10 *мг/кг* и выше, а также сульфидов	Свейбэк, свинг(л)-бэк, варфа	Низкая продуктивность, энзоотическая атаксия	Неизвестный фактор, сульфиды	4
ЮАР: южное и западное побережье, прибрежная полоса Бредасдорпа, заливы Салданаха, Св. Елены и окрестности Бреденбурга	Овцы (ягнята)	Песчаные почвы	Ламкрис, литсиекте, ламсиекте, свайгат	Демиелинизация ЦНС, атаксия, параплегия	—	5
Северная Африка: северная часть Сахары, окрестности Бискры (оазис Зибан), бассейн соленого Годна	Овцы (ягнята)	Полупустыня в предгорьях Атласа, солончаки. Выгоревшие растения	Намуссия	Демиелинизация ЦНС, атаксия, параплегия (во время осеннего ягнения)	—	6

Марокко	Овцы (ягнята), козы (козлята)	—	Энзоотическая параплегия	Демиелинизация ЦНС	—	7
Австралия: побережье и прилегающие районы верхний и нижний юго-восток, Мэри-Мали, о-в Кенгуру, п-ов Эйр	Овцы, козы	Почвы на постплиоценовых эоловых песках морского происхождения, состоящие в основном из обломков известнякового скелета раковин. Недостаток меди в растениях	Энзоотическая атаксия, прибрежная болезнь	Демиелинизация ЦНС, депигментация и потеря извитости шерсти, анемия, истощение, низкорослость. В районах, удаленных от побережья, только депигментация шерсти и потеря извитости	Недостаток меди + + недостаток кобальта	8
Австралия: Новый Южный Уэлс, Виктория, Квинсленд	Овцы, крупный рогатый скот	Пастбищные растения содержат 5—8 *мг/кг* меди, 2—5 *мг/кг* молибдена и 0,5 сульфатов	Энзоотическая атаксия	Анемия, депигментация и потеря извитости шерсти, атаксия у овец, гипокупроз у крупного рогатого скота	Вторичная медная недостаточность, осложнения избытком сульфатов и молибдена	9
Западная и Юго-Западная Австралия	То же	Выщелоченные почвы на кислых породах докембрия. В местах, где встречается «падучая болезнь», содержание меди в растениях 1—3 *мг/кг*	Энзоотическая атаксия, «падучая болезнь»	Демиелинизация ЦНС, фиброз миокарда, весенняя анемия	Неосложненная медная недостаточность	10
Новая Зеландия	»	Почвы на пемзе. Содержание молибдена в почве 3—11 *мг/кг*, меди 4—11 *мг/кг*. В пастбищных растениях содержание молибдена — 18 *мг/кг*, меди — 7 *мг/кг*, сульфатов — 0,2—0,4%. Опесчаненный суглинок, глинистая супесь, торфяные почвы	Торфяной понос, энзоотическая атаксия	Демиелинизация ЦНС, у ягнят и реже — у телят, анемия, поносы, снижение продуктивности, усиливающиеся весной при быстром росте трав	Избыток молибдена	11
Кения: Баринго, Нимпс, Флэтс	Овцы, козы	Растения содержат меди — 9—13 *мг/кг*, молибдена 0,5—5,6 *мг/кг*, сульфатов 0,6—6,5%. Местами содовые озера и ключи	Энзоотическая атаксия, кипсипсип, лойсипсип	Демиелинизация ЦНС	Избыток молибдена и сульфатов	12

Таблица 41 (продолжение)

Страна и местность	Вид животных	Характеристика пастбищ и кормовых условий	Название эндемии	Основные признаки заболевания	Сопутствующие факторы	Литературный источник
США: равнина атлантического побережья, Северная и Южная Каролина, Колорадо, побережье Флориды	Овцы (ягнята), козы (козлята), крупный рогатый скот, свиньи	Подзолистые почвы на песчаных и песчано-суглинистых отложениях (pH=4,5—5,5). Содержание меди в растениях 4—5 *мг/кг*, молибдена — 3,5 *мг/кг*	Солевая болезнь	Эндемическая атаксия и параплегия, анемия, депигментация шерсти, остеопороз	Недостаток меди и кобальта	13
Голландия: восточные провинции	Крупный рогатый скот, овцы, козы	Песчаные и торфяные почвы, на которых встречается «болезнь освоения» у злаков. Почвы на осушенном морском дне — польдеры (Зюйдерзее). Содержание меди в растениях 2,3, иногда 7,5 *мг/кг*. Высокое содержание сульфатов и карбонатов	Лизуха	Анемия, профузные поносы, истощение, депигментация шерсти, усиливающиеся после дождей, изменение окраски волос вокруг глаз, низкое содержание меди в печени и крови, гемосидероз	Возможно, избыток цинка, осложненный недостатком кобальта и меди	14
ФРГ: Ганновер и другие земли	Овцы (ягнята)	Стерня, перелоги, межи, придорожные участки в окрестности металлургических заводов. Содержание меди нормальное, высокое содержание сульфидов и железа	Лизуха	Демиелинизация ЦНС, непостоянная анемия, истощение, потеря извитости шерсти. Низкий уровень меди в организме	Неизвестный фактор, вероятно, сульфиды и соединения железа	15
Греция	То же	Солончаковые пастбища с преобладанием солянок, содержащих 1—6% сульфатов. Содержание меди и молибдена нормальное	То же	Демиелинизация ЦНС, низкий уровень меди в организме	Избыток сульфатов	16

Норвегия: южная часть, побережье и внутренние районы, Сетесдален	Крупный рогатый скот, овцы	Раковинные пески, гравий, торф. Низкое содержание в сене меди, кобальта, фосфора	Лизуха	Анемия, низкое содержание меди и кобальта. Заболевание чаще проявляется зимой	Недостаток меди + + недостаток кобальта и фосфора, иногда недостаток цинка	17
СССР: Дагестан, Терско-Сулакско-Кумская низменность, Ставрополье, Грозненская область	Овцы, козы, буйволы	Лугово-степные, солончаковые, глинистые, суглинистые, песчаные почвы. Содержание меди в пастбищных растениях 7,9 *мк/кг;* молибдена — 4,2 *мг/кг* (в среднем). Содержание сульфатов в растениях не изучено, но, видимо, высокое (солончаки). В растениях Присулакской низменности содержание меди от 0,5 до 1,6 *мг/кг* и ниже	Эндемическая атаксия	Демиелинизация ЦНС, атаксия, спастические парезы, параплегия, анемия не наблюдается	Повышенное содержание свинца, серебра	18
Ульяновская область	Овцы	Очаговое заболевание	Эндемическая атаксия	Демиелинизация ЦНС, атаксия, спастические парезы, параплегия, анемия не наблюдается	Недостаток меди	19
Кулундинская степь	—	Солонцовые и солончаковые почвы. Содержание меди в пастбищных травах в среднем 2,6 *мг/кг*; молибдена — 0,2—5,4 *мг/кг*. Недостаток фосфора и частично кобальта. Сульфаты не определялись	Возможна эндемическая атаксия	Летние желудочно-кишечные заболевания и легочные расстройства, редко атаксия	Недостаток фосфора и частично кобальта	20
Нечерноземная зона, Западная Сибирь, Латвия, южная часть БССР, северо-запад УССР, Европейская часть РСФСР (Ярославская, Ивановская, Костромская, Горьковская обл.), Азербайджанская ССР	Овцы, крупный рогатый скот	Дерново - подзолистые, подзолистые, лесные, горно-подзолистые, супесчаные, торфяно-болотистые почвы. Содержание меди в пастбищных растениях 0,7—3 *мг/кг*	Лизуха	Анемия, снижение продуктивности	В ряде мест недостаток меди и кобальта	21

Таблица 41 (окончание)

Страна и местность	Вид животных	Характеристика пастбищ и кормовых условий	Название эндемии	Основные признаки заболевания	Сопутствующие факторы	Литературный источник
Узбекистан	Овцы (ягнята), козы, крупный рогатый скот	Сероземы солончаковатые, солончаково-луговые, сазовые, песчаные почвы. Высокое содержание сульфатов в растениях и питьевых водах. Содержание меди 3—7 *мг/кг*, молибдена 2—8 *мг/кг*	Буранг, белянги, белкурти, чункайма, эндемическая атаксия	Демиелинизация ЦНС, депигментация и потеря извитости шерсти, непостоянная анемия, снижение продуктивности	—	22

1 — Gaiger, 1917; Tabusso, 1917, 1943; *2*—Allcroft, 1944, 1952, 1960; Allcroft, Parker, 1949; Allcroft, Lewis, 1957; Allcroft, Clegg, Uvarov, 1958; Allcroft, Burns, Lewis, 1961; Dulling, 1944; Barlow, 1963; Barlow, Purves, Butler, Mcinture, 1960; Butler, Barlow, 1963; Dunlop, Wells, 1938; Dunlop, Innes, Shearer, Wells, 1939; Dunlop, 1939, 1951; Eden, 1939; Eden, Green, 1939; Hunter, Eden, Green, 1945; Innes, 1934—1935; Innes, Shearer, 1940; Lamieson, Allcroft, 1950; Mills, 1955, 1960; Mills, Monty, Ichihara, Pearson, 1958; Mills, Fell, 1960; Mills, Williams, 1962; Stewart, 1932; *3* — Butler, Barlow, 1963; *4* — Branion, 1960; Henderson, 1957; *5* — Becker, Rossouw, 1930; Dunning, 1933; Groenwald, 1960; Schulz, Van der Merve, Van Rensburg, Swart, 1951; *6* — Sergent, 1953; *7* — Moussu, 1923; *8* —Beck, 1941, 1951, 1962; Lee, 1960, 1956; Lee, Moule, 1947, Leffries, 1959; McDonald, 1942; Marston, 1952; Marston, Lee, 1948; Marston, Lee, McDonald, 1948; *9* — Dick, 1945, 1953, 1954, 1956; Moule, 1948; Mylrea, 1958; Wynne, McDonald, 1956; *10* — Beck, 1951; 1962: Bennets, 1935, 1937, 1943, 1959; Bennets, Chapman, 1937; Bennets, Hall, 1939; Bennets, Beck, 1942; Bennets, Harley, Evans, 1942; Bennets, Beck, Harley, 1948; Branion, 1960; Harvey, Sutherland, 1953; *11* — Cunningham, 1944, 1946, 1949, 1950, 1957; Cunningham, Hogan, Lawson, 1959; *12* — Hedger, Howard, Burdin, 1964; *13* — Bryan, Becher, 1935; Davis, 1950, 1958; Lensen, Maag, Flint, 1958; Neal, Becker, Shealy, 1931; Rusoff, Rogers, Gaddum, 1937; Thacker, Beeson, 1958; *14* — Brower, Frens, Reitsma, Kalisvaast, 1938; Deijs, Wind, Bosh, 1957: Van Koetsveld, 1964; Sjollema, 1933, 1938; *15* — Operman, 1936; Sergent, 1953; *16* — Spais, 1956, 1962; Spais, Palsson, Bogaert, 1961; *17* — Branion 1960: Deijs, Wind, Bosh, 1957; Dynna, Hvare, 1964; Harve, Dynna, 1961; *18* — Абрамова, 1964; Аливердиев, 1959; Гиреев, 1962; Гиреев, Гиреева, 1959; Гиреева, 1964, 1970; Дандамаев, 1960. 1966; Дандамаев, Абрамова, 1956; Ковальский, 1957, 1960, 1964; Лазаревич, 1960; Музафаров, Калашникова, Муромцева, 1956; Полыковский, Яковлев, 1952; *19* — Чевский, Пименов, 1946; *20* — Плотников, 1960; *21* — Ковальский, 1957; Риш, 1964; *22* — Риш, 1964; Риш, Щербакова, 1965.

Таблица 42

Содержание меди, молибдена, сульфатов и их содержание в почвах биогеохимических провинций эндемической атаксии

Зоны, провинции, почвы	Среднее содержание			Соотношение Cu:Mo:SO_4''
	Cu $n \cdot 10^{-4}$ %	Mo $n \cdot 10^{-4}$ %	SO_4'' %	
Почвы Европейской части РСФСР (без тундры)	13,0	2,4	0,2	1 : 0,18 : 154
Таежная лесная нечерноземная зона СССР (Ковальский, Андрианова, 1970)	16,5	1,9	0,16	1 : 0,12 : 97
Лесостепная и степная черноземная зоны СССР (Ковальский, Андрианова, 1970)	30,3	2,7	0,26	1 : 0,09 : 86
Сухостепная, полупустынная, пустынная зоны СССР (Ковальский, Андрианова, 1970)	28,5	3,3	—	1 : 0,12
Дагестанская АССР				
Провинции эндемической атаксии (Ковальский, 1960)	15,0	8,7	0,45	1 : 0,58 : 300
Провинции эндемической атаксии (Ковальский, 1960)	8,1	—	0,95	1 : 1173
Узбекская ССР				
Провинции эндемической атаксии, автотрофные почвы (Риш, 1964)	12,2	2,6	0,75	1 : 0,21 : 615
Гидроморфные почвы (Риш, 1964)	16,9	4,5	1,4	1 : 0,27 : 828
Луговые почвы (М. А. Риш, 1964)	16,5	9,4	0,54	1 : 0,57 : 327
Азербайджанская ССР				
Юго-восточная часть Кура-Аракской низменности, провинции эндемической атаксии (Эюбов, 1966)	5,1	5,5	—	1 : 1,08
То же, пастбища Джейрангеля (условно благополучный район)	9,3	2,3	—	1 : 0,25
То же, пастбища Карабаха, благополучный район (Эюбов, 1966)	8,4	2,4	—	1 : 0,29
Армянская ССР				
Провинции молибденозиса Анкаван (В. В. Ковальский, Яровая, 1966)	50,0	69,0	—	1 : 1,38
Контрольный район	34,0	3,1	—	1 : 0,09

венно равно 1 : 0,11 и 1 : 0,13) отличается от соотношения этих элементов в растениях сухостепной, полупустынной, пустынной зоны (1 : 0,2) за счет относительного повышения в растениях молибдена по сравнению с содержанием в укосах таежнолесной нечерноземной зоны в 2 раза и по сравнению с растениями лесной и степной черноземной зоны — в 1,3 раза.

У растений отдельных семейств различия в соотношении Cu : Mo выражены еще определеннее (табл. 43).

Сравнение соотношения меди и молибдена в почвах и растениях (средние пробы укоса травянистой растительности) различных регионов биосферы подтверждают правильность наших заключений о принадлежности провинций эндемической атаксии к зональным провинциям сухостепной, полупустынной, пустынной зоны. В условиях провинций эндемической атаксии еще сильнее выявлены признаки этой зоны в соотношениях Cu : Mo (табл. 44). В растениях при этом может значительно повыситься содержание сульфатов.

Нами установлено, что в почвах «больных» зимних пастбищ Дагестана, как в каштановых почвах «здоровых» пастбищ, содержится почти

Таблица 43

Содержание (*мг/кг*) и соотношение Cu : Mo в растениях сем. злаковых различных регионов биосферы

Регион биосферы	Cu	Mo	Соотношение Cu:Mo
Таежнолесной нечерноземный	6,30	0,51	1 : 0,08
Лесной и степной черноземный	5,28	0,71	1 : 0,13
Сухостепной, полупустынный, пустынный	6,60	2,85	1 : 0,43

Таблица 44

Содержание (*мг/кг*) и соотношение меди и молибдена в растениях биогеохимических провинций эндемической атаксии

Биогеохимическая провинция	Растения	Cu	Mo	Соотношение Cu:Mo
Дагестанская АССР				
Терско-Кумско-Сулакские степи (атаксия) (Ковальский, 1960)	Пастбищные растения (средняя проба)	7,9	4,2	1 : 0,53
Здоровые районы на каштановых почвах (Ковальский, 1960)	Пастбищные растения (средняя проба)	6,8	0,16	1 : 0,02
Западный Узбекистан				
Солянково-эфемеровая пустыня (М. А. Риш, 1964)	Зеленые эфемеры и эфемероиды	4,8	4,75	1 : 1
	Сухостой эфемеров и эфемероидов	1,9	2,4	1 : 1,26
	Поздновегетирующие однолетние сухие солянки, верблюжья колючка	3,7	2,9	1 : 0,78
	Ажрек, солянки	2,3	2,7	1 : 1,17
Самаркандская область (Риш, 1965)	Средний укос травостоя	5,7	7,6	1 : 1,33
Азербайджанская ССР				
Кура-Аракская низменность (атаксия) (Эюбов, 1966)	Средний укос травостоя	3,6	3,0	1 : 0,83
Пастбища Джейрангеля (здоровые	То же	5,5	1,1	1 : 0,20

одинаковое количество меди. Хотя в этих почвах содержание меди ниже, чем в черноземах (эталонные биогеохимические провинции), все же, очевидно, только недостатком меди в почвах нельзя объяснить распространение эндемической атаксии. То же обнаружено в биогеохимических провинциях эндемической атаксии других стран: атаксия появляется как в условиях достаточного, так и недостаточного содержания меди. В провинциях эндемической атаксии в некоторых случаях установлен недостаток кобальта и фосфора. В какой мере это влияет на проявление эндемии, как осложняет нарушение обмена меди при атаксии, не установлено. Возможный избыток в растительных кормах бора уменьшает задержку в организме меди и способствует ее выделению почками, что может осложнять развивающуюся при атаксии недостаточность меди. В сухостепной, полупустынной, пустынной зоне распространены почвы, обогащенные цинком. Этот вопрос представляет интерес в связи с изучением эндемической атаксии, так как в исследованиях на экспериментальных животных

(крысы) было выяснено антагонистическое действие цинка по отношению к меди и снижение активности цитохромоксидазы печени и почек под влиянием добавок к рациону цинка. Нами ранее указывалось, что почвы и растительные корма провинций эндемической атаксии Дагестана содержат повышенное количество свинца (табл. 45), что было подтверждено Аливердиевым и Гиреевым (1968).

Из табл. 45 видно, что в провинциях атаксии Дагестана действительно повышено содержание свинца по отношению к меди. Было также обращено внимание на возможную связь содержания свинца в почвах Дербишира (Англия) с распространением эндемической атаксии. Считают,

Таблица 45

Среднее содержание (*мг/кг*) и соотношение меди и свинца в почвах и пастбищных растениях Дагестана (по Ковальскому, 1957)

Биогеохимическая провинция	Сухая почва		Свежее вещество растений		Соотношение Cu:Pb	
	Cu	Pb	Cu	Pb		
Эндемическая атаксия (лугово-степные солончаковые почвы)	$9 \cdot 10^{-4}$	$6{,}9 \cdot 10^{-3}$	$7{,}9 \cdot 10^{-4}$	$1{,}1 \cdot 10^{-4}$	1 : 7,7	1 : 0,13
«Здоровые» районы (каштановые почвы)	$8 \cdot 10^{-4}$	$1 \cdot 10^{-3}$	$6{,}8 \cdot 10^{-4}$	$7{,}6 \cdot 10^{-5}$	1 : 1,2	1 : 0,11
Центральная черноземная область РСФСР (черноземные почвы)	$3 \cdot 10^{-3}$	$1{,}2 \cdot 10^{-3}$	$9 \cdot 10^{-4}$	$5 \cdot 10^{-5}$	1 : 0,3	1 : 0,06

что при избытке этого элемента медь может оказаться недоступной для организма вследствие затрудненного всасывания ее из кишечника. Все эти перечисленные добавочные факторы возможного действия геохимической среды на организм при атаксии (недостаток Co, J и P, избыток B, Zn, Pb, а также Ca, Sr) должны изучаться в связи с уровнем белка и других веществ в рационе животных, но в первую очередь в связи с обменом меди, молибдена и сульфатов, соотношение между которыми в почвах и в рационе определяет развитие эндемической атаксии.

Прежде всего необходимо отметить, что даже при нормальном содержании в рационе меди обмен ее при эндемической атаксии в животном организме нарушен и это сказывается на понижении ее содержания в органах и тканях. При недостатке меди в рационе ее содержание в крови регулируется за счет медных депо организма и снижается только при условии невозможности компенсации, когда депо истощены или нарушено использование содержащейся в них меди. У маток, дававших больных ягнят, и у больных атаксией или устойчивых здоровых ягнят были установлены характерные изменения уровня меди в крови в условиях одной популяции животных (табл. 46).

У ягнят, больных эндемической атаксией, и у здоровых содержание меди в крови было понижено, что позволяло предположить наличие в изучаемой популяции овец двух физиологических групп, различающихся пороговой чувствительностью к недостатку меди в организме: около 10—15% ягнят оказались неустойчивыми и около 85—90% устойчивыми, не заболевающими атаксией при одном и том же пищевом рационе, который по содержанию меди мог быть достаточным или близким к достаточному.

Статистическая достоверность различий в содержании меди в крови этих двух групп подтверждает наше предположение о значении внутрипопуляционной физиологической изменчивости для устойчивой части ягнят к эндемической атаксии. Интересно, что содержание меди в крови устойчивых ягнят достигает 21 *мкг*%, т. е. той концентрации, которую,

по-видимому, можно считать в среднем близкой к критической, хотя здесь возможны значительные индивидуальные вариации. У больных ягнят наблюдается также значительное снижение меди в печени и в тканях центральной нервной системы: в печени ягнят — с 3 *мг*% до 300 и даже до 100 *мкг*%. Уменьшение в печени меди до 200 *мкг*% (на сухое вещество) обычно сопровождается при атаксии у ягнят дегенеративными изменениями, демиелинизацией элементов центральной нервной системы.

Таблица 46

Содержание меди в крови (в *мкг*%) в эндемической зоне Дагестана

Овцы	Число наблюдений	Пределы изменений	Средние величины	t_{I-II}	t_{I-III}
Ягнята					
Здоровые I	16	13,28—29,74	20,61±1,5	5,73	
Больные II	17	1,20—19,87	9,14±1,3		
Матки					
давaвшие больных ягнят III	14	3,39—14,40	7,06±3,2		7,83

В крови при этом может наблюдаться временное повышение содержания меди, что является следствием потерь ее тканями. В центральной нервной системе больных ягнят содержание меди уменьшается в некоторых случаях в 4—5 раз (согласно нашим наблюдениям, с 150—200 до 30—40 *мкг*% на свежую ткань). Проведенные нами гистохимические исследования (с помощью дифенилкарбазида) различных отделов центральной нервной системы подтвердили эти наблюдения, но показали при этом особенно ясно выраженные потери меди белым веществом мозга. Исследования обмена меди, проведенные П. В. Лазаревичем и др. (1958), показали, что у всех овцематок в районах, где эндемия не встречается, наблюдается положительный баланс меди, а в провинции эндемической атаксии — отрицательный. Это объясняется, согласно данным Лазаревича, не только возможностью более низкого содержания меди в суточном рационе овец эндемической провинции, но и выделением значительного количества меди с калом. Лазаревич делает вывод о малой усвояемости меди рациона животными эндемической провинции. Применение изотопа меди-64 (Ковальский, Хоботьев, 1957) с целью выяснения способности тканей и органов больных и здоровых ягнят удерживать ее показало (продолжительность наблюдений — 12 часов после введения хлорида меди-64), что спинной мозг, кора головного мозга, продолговатый мозг и мозжечок больных ягнят быстрее, чем у здоровых ягнят, поглощают медь, но не могут ее удерживать и быстро теряют. По-видимому, малой способностью тканей больных животных удерживать медь объясняется несколько более высокий уровень ее в крови по сравнению со здоровыми ягнятами, быстро депонирующими медь-64 из крови. Среди органов привлекает внимание печень больных животных, накапливающая и удерживающая медь, тогда как у здоровых ягнят она быстрее ее теряет. Можно предположить, что в печени ягнят при эндемической атаксии образуются малоподвижные соединения меди, возможно — сернистая медь, что, может быть, объясняется ингибированием сульфидоксидазы. Наши наблюдения в основном были подтверждены М. А. Ришем (1964).

Установленный факт обеднения центральной нервной системы медью, с одной стороны, и значительные анатомические и гистологические изменения центральной и периферической нервной системы — с другой, а также клинические симптомы болезни (шаткость походки, некоордини-

рованность движений, дрожь, паралич конечностей и другие) явились основанием для изучения окислительных ферментов центральной нервной системы, у которых активным центром является медь или гем, так как для его синтеза необходима медь. Гистохимическими исследованиями, проведенными В. В. Ковальским и Т. М. Каратун в 1955—1956 гг., было установлено у больных атаксией ягнят значительное снижение активности цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы, особенно хорошо выявляемые в белом веществе различных отделов центральной нервной системы, и пероксидазы и дофаоксидазы — в сером веществе (см. рис. 60, 61). Хоуэлл (Howells a. oth., 1959, 1964), а также Миллс (Mills a. oth., 1960) подтвердили снижение активности цитохромоксидазы мозга ягнят при атаксии. Другими авторами показано, что при эндемической атаксии или при медной недостаточности может угнетаться активность окислительных ферментов других органов животных. В противоположность цитохромоксидазе, пероксидазе, сукцинатдегидрогеназе и дофаоксидазе при эндемической атаксии у ягнят в различных отделах центральной нервной системы каталаза активируется на 40%. Особенно четко гистохимические исследования выявили ее активирование в сером веществе головного и спинного мозга. Причины такого активирования остаются неясными. При нарушении окислительных процессов в головном и спинном мозге при эндемической атаксии у ягнят нами (Ковальский, Самарина, 1958) исследовалось соотношение сульфгидрильных и дисульфидных групп в нейрокератине (гистохимический *п*-нитробромацетофеновый метод). Было установлено относительно высокое количество сульфгидрильных групп, связанных с белком. Можно полагать, что при атаксии ослабляется окисление сульфгидрильных групп нейрокератина. Это открывает доступ действию тканевых протеолитических ферментов центральной нервной системы на белки. Происходит разжижение мозговой ткани и образование полостей. Нам удалось проследить первые стадии этого процесса. Возникает микроскопический участочек, ограниченный колечком хорошо окрашенных сульфгидрильных групп, внутри колечка появляется зернистость, происходит ее распад, затем возникает полость, которая постепенно увеличивается. Хорошо выражено при этом преобладание сульфгидрильных групп в стенке образующихся полостей. Картина патологоанатомических изменений мозга при эндемической атаксии была ранее описана Ш. Т. Дандамаевым (1960, 1966), С. М. Абрамовой (1964), Барлоу (Barlow, 1963) и другими авторами. Большинство исследователей находит, что нарушение кровообращения и повышенная проницаемость сосудов являются основным фактором образования полостей в головном мозгу при атаксии. Однако нельзя считать, что только первичный отек ткани мозга имеет основное значение. Наблюдается характерная гистологическая картина хроматолиза и распада нейронов, а также дегенеративные изменения миелина мозговой ткани, что было показано отечественными и зарубежными исследователями. Барлоу с помощью гистохимических методов показал, что причиной изменений в белом веществе служит не распад ранее образовавшегося миелина, а нарушение его синтеза. Он предлагает рассматривать атаксию не как результат демиелинизации, а как следствие нарушения синтеза липидов и роста нервных клеток, миелиновых оболочек и глии в период наиболее активного формирования нервной системы плода.

Гэлледжер (Gallagher a. oth., 1956) установил, что при медной недостаточности нарушается синтез фосфолипидов, а Хоуэлл (Howell a. oth., 1959, 1964) показали, что при эндемической атаксии понижается содержание фосфолипидов в белом веществе головного и спинного мозга (соответственно на 20 и 30%), а в сером веществе головного мозга вследствие нарушения обмена липидов появляются несвойственные ему эфиры холестерина и повышается количество нейтральных глицеринов. Хоуэлл с сотрудниками объясняют это угнетением цитохромоксидазы мозга, иг-

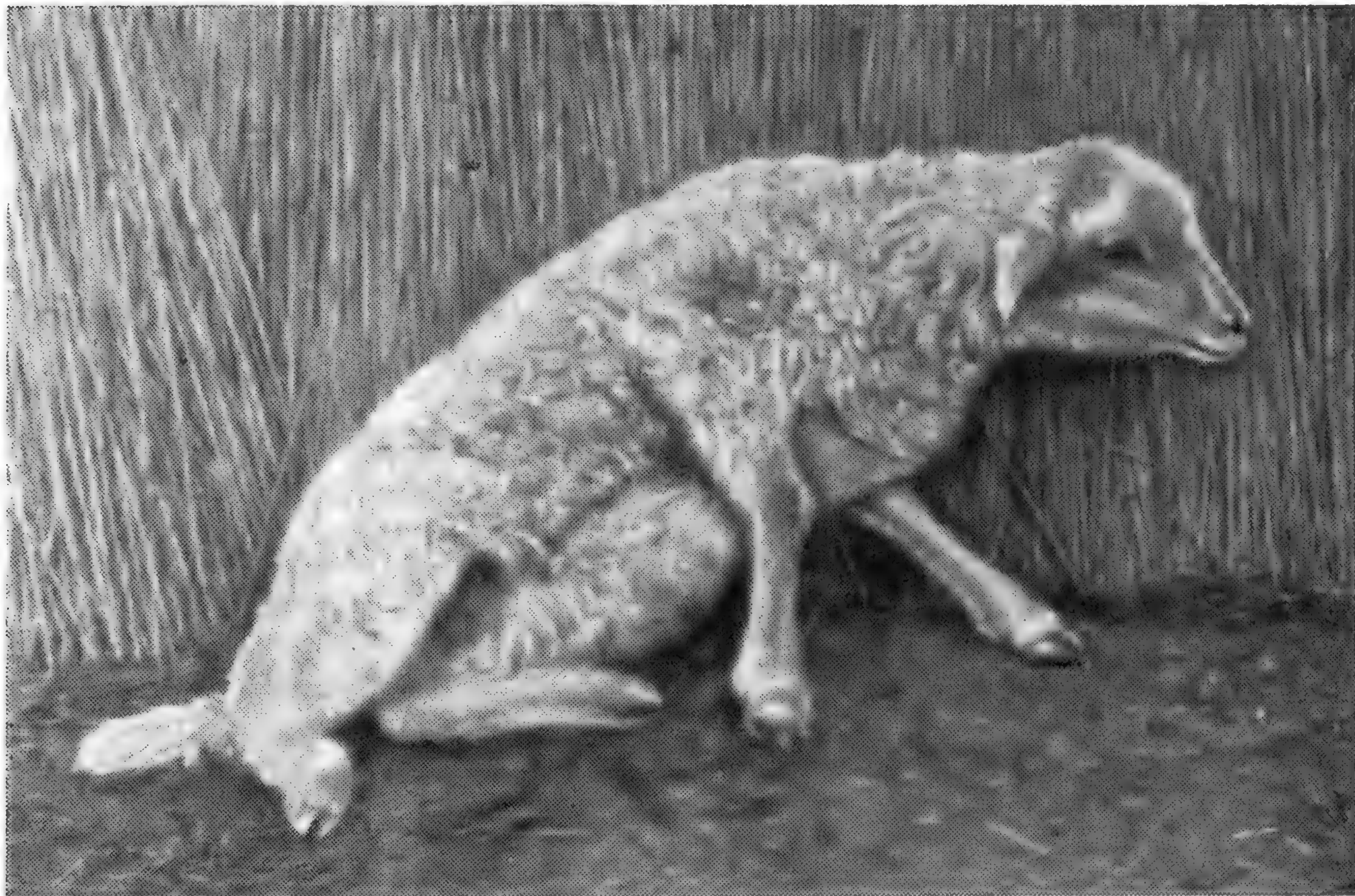


Рис. 82. Характерная для эндемической атаксии поза овцы, вызванная парезом задних конечностей (Дагестан)



Рис. 83. Нарушение координации движений ягненка при эндемической атаксии

рающей важную роль в образовании макроэргических соединений, необходимых для биосинтеза липидов. Поэтому в норме в период миелинизации центральной нервной системы у плода активность цитохромоксидазы значительно повышена. Явления демиелинизации при эндемической атаксии также наблюдаются; но они связаны, возможно, с незрелым миелином. Исследования М. С. Абрамовой (1964), проведенные в Дагестане, говорят о том, что наряду с центральной нервной системой при эндемической атаксии ягнят поражаются спинные ганглии, периферические нервные стволы и их разветвления в мышцах. Изученные поражения нервной системы при эндемической атаксии показывают сложную картину микроморфологических и химических изменений нервной ткани, которые могут быть основой для объяснения клинических симптомов болезни (рис. 82, 83).

Следует отметить, что при изучении эндемических заболеваний, наблюдающихся в условиях различных биогеохимических зон и провинций, геохимическая экология организмов (Ковальский, 1957, 1963) позволяет определить ведущие геохимические факторы среды и основные пути изменения процессов обмена веществ в организме — это обычно металлы или химические элементы не металлической природы, недостаток или избыток которых в среде может повлиять на синтез и активность в организме ферментов, некоторых гормонов, витаминов или других биологически активных соединений. При изучении эндемической атаксии был установлен факт недостатка меди в организме. Это направило исследования

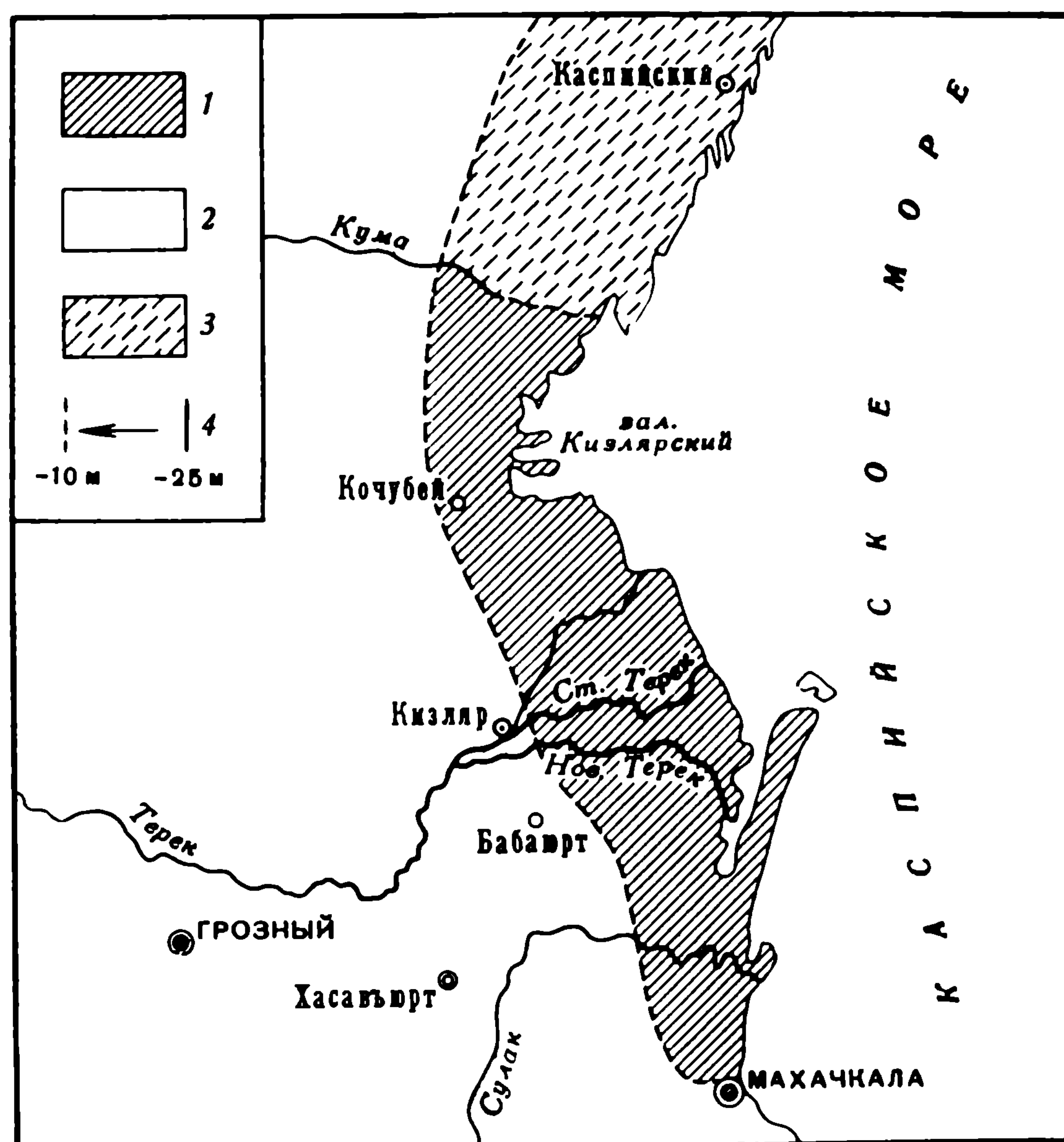


Рис. 84. Схематическая карта биогеохимической провинции Терско-Сулакско-Кумской низменности

1 — эндемическая атаксия распространена [Cu : Mo : SO_4'' (в почвах) = 1 : 0,58 : 300 (до 1173); Cu : : Mo (в растениях) = 1 : 0,53]; *2* — эндемическая атаксия не распространена [Cu : Mo : SO_4'' (в почвах) = 1 : 0,2 : 100; Cu : Mo (в растениях) = 1 : 0,02]; *3* — неисследованная территория; *4* — суша ниже уровня океана

патогенеза атаксии на правильный путь поисков недостаточности синтеза и снижения активности окислительных ферментов прежде всего в центральной нервной системе. Избранный путь исследований был правильным. Но оставался нерешенным важный вопрос о причинах физиологической медной недостаточности, которая наблюдается при эндемической атаксии не только при низком содержании меди в пищевом рационе на зимних пастбищах Дагестана, но даже в условиях достаточного содержания меди в рационе животных.

Исследования показали, что важную роль при этом играют геохимические факторы среды — повышенное содержание молибдена и сульфатов в почвах и кормах провинций эндемической атаксии (рис. 56). Восстановление сульфатов в сульфиды в начале пищеварительного тракта является, по-видимому, причиной медной недостаточности, которая проявляется чаще у жвачных животных (Mills C. F., 1960). При повышенном содержании в рационе сульфатов образующиеся в избыточном количестве сульфиды переводят пищевую медь в сернистую медь (сульфид меди), не усвояемую организмом. При этом, как показал Миллс (Mills, 1960), избыток молибдена в рационе овец усиливает микробиологические процессы в рубце, ведущие к образованию сульфидов. Таким образом, при избытке в рационе жвачных сульфатов и молибдена создаются условия, неблагоприятные для усвоения меди из желудочно-кишечного тракта. Обезвреживание сульфидов, в норме образующихся в меньших количествах, происходит в печени путем окисления их в тиосульфат и сульфат. Окисление сульфидов в тиосульфат осуществляется сульфидоксидазой печени, но избыток молибдена угнетает активность этого фермента, что

особенно сильно проявляется при недостатке меди. Тормозящее действие молибдена на сульфидоксидазу может усиливаться цистеином, который синтезируется в рубце и поступает в печень. Исследования, проведенные М. А. Ришем с сотрудниками (Риш и др., 1965), показали, что у каракульских овец при эндемической атаксии происходит сильное угнетение активности сульфидоксидазы, что несомненно понижает скорость обезвреживания сульфидов в организме.

Так были распутаны основные узлы биохимических представлений о патогенезе эндемической атаксии — процессы, обусловленные недостатком меди в нервной системе, а в желудке и печени — избытком молибдена и сульфатов, создающим медную недостаточность в организме.

Успешное изучение в СССР эндемической атаксии осуществлялось при непосредственном участии научных учреждений Дагестана — Научно-исследовательского института ветеринарии (А. А. Аливердиев, Т. А. Гиреев и др.) и Сельскохозяйственного института (Ш. Г. Дандамаев, П. В. Лазаревич, С. М. Абрамова и др.), а также Узбекского института каракулеводства (М. А. Риш и др.) и Биогеохимической лаборатории Института геохимии АН СССР.

Эти учреждения работали по единому плану, который был первоначально разработан четырнадцать лет назад комиссией, созданной Министерством сельского хозяйства Дагестанской АССР и Ветеринарным управлением республики (Н. Х. Мамаев).

Практическая сторона проблемы эндемической атаксии — ее профилактика, меры ее предупреждения. В результате исследований, проведенных в Дагестане, а позже в Узбекской ССР, было доказано, что при подкормке овец сернокислой медью в период беременности и кормления ягнят молоком заболеваемость ягнят эндемической атаксией снижается на 90% и более или эндемия даже полностью прекращается (по данным А. А. Аливердиева, П. В. Лазаревича, Ш. Г. Дандамаева, М. А. Риша, В. В. Ковальского). Наиболее эффективной дозой сернокислой меди является доза в 6—10 *мг* в день на суягную и кормящую матку. Соли меди даются в составе лизунцов, корма, питьевой воды. Метод непосредственных подкормок был хорошо испытан и основывается на многолетнем производственном опыте. Большое значение в борьбе с эндемической атаксией может иметь раннее ягнение. Как правило, ягнята, родившиеся до марта, не заболевают атаксией.

Одним из способов профилактики эндемической атаксии и повышения продуктивности является смена «больных» пастбищ на «здоровые», в особенности для овцематок.

Весьма перспективным способом профилактики эндемической атаксии является обогащение пастбищ солями меди. Это мероприятие может быть осуществлено в государственном масштабе на основе геохимической экологии и биогеохимического районирования, позволяющего выявить неблагоприятные по атаксии провинции.

При ВАСХНИЛ была создана комиссия под руководством В. В. Ковальского для проведения научно-производственных опытов по обогащению сернокислой медью пастбищ биогеохимических провинций эндемической атаксии и повышения продуктивности животноводства.

В результате исследований, проведенных в Дагестане (Г. М. Петрова, А. А. Аливердиев, Г. И. Гиреев) и в Узбекистане (Г. М. Петрова, М. А. Риш, Г. Ф. Козырева), была показана хозяйственная эффективность удобрения зимних пастбищ путем распыления измельченного кристаллического медного купороса с самолета в количестве 3—7 *кг* на 1 *га*.

Глава 14

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ СТРОНЦИЕВО-КАЛЬЦИЕВЫХ СУБРЕГИОНОВ БИОСФЕРЫ ЗАБАЙКАЛЬЯ И ТАДЖИКИСТАНА

На территории СССР известны бедные кальцием и относительно обогащенные стронцием субрегионы биосферы — уровские биогеохимические провинции Читинской и Амурской областей, изучавшиеся экспедициями 1935—1938 гг. (А. П. Виноградов, П. Н. Палей, П. К. Флоренский) и 1954—1962 гг. (В. В. Ковальский, И. А. Самарина, В. Г. Хоботьев).

Последующие работы показали, что пониженным содержанием кальция и повышенным — стронция характеризуются пойменные почвы всей нечерноземной зоны и других зон. Поэтому можно было ожидать, что явления хондродистрофий будут обнаружены не только в Читинской и Амурской областях. В этом отношении представляют интерес указания о случаях заболевания людей уровской болезнью на реке Лене (Якутия), в Бурятии, а также в Китае и на Корейском п-ове.

Наше внимание привлекли выходы стронциевых пород в Таджикистане, описанные более полвека назад Самойловым (1914), как источники рассеяния стронция и возможного образования стронциевых биогеохимических провинций. В период 1961—1966 гг. Биогеохимической лабораторией были изучены в северной части Таджикистана, в районах селений Ляккан, Шураб и в бассейне р. Исфара, в южной — в бассейнах рек Вахш, Ях-су, Таир-су и др., биогеохимические провинции, которые отличаются от ранее изученных уровских высоким уровнем в среде стронция и кальция (Ковальский, Засорина, 1965; Ковальский, Блохина, Засорина, Никитина, 1968).

Таблица 47

Среднее содержание стронция в зональных почвах СССР (*n*·10^{-2} %)

Регион биосферы	Число проб	Валовое содержание стронция		Процент встречаемости почв с содержанием стронция				
		среднее	пределы	до 1,0	1,0—2,0	2,0—6,0	6,0—10,0	больше 10,0
Таежно-лесной нечерноземный	173	3,2	0,09—20,0	22,8	28,7	35,1	11,6	1,8
Лесостепной и степной черноземный:								
а) серые лесные почвы	9	1,0	0,24—2,5	55,5	22,2	22,3	—	—
б) черноземные почвы	787	0,9	0,2—9,5	93,1	3,2	3,4	0,3	
Сухостепной, полупустынный, пустынный	215	8,2	0,2—130,0	9,3	5,1	38,1	34,4	13,1
Горные почвы	33	2,6	0,03—8,9	36,4	6,0	54.6	3,0	
Почвы пойм	52	6,8	0,5—19,7	1,9	3,9	28,8	59,6	5,8
Стронциевые субрегионы (Таджикистан)	44 — первичное обогащение						4,5	95,5
	70 — вторичное обогащение					47	49	4
	20 — фоновое содержание					100		

Общая характеристика почв СССР по содержанию в них стронция дана в табл. 47, из которой видно, что встречаемость обогащенных строн-

цием почв особенно высока в речных поймах (65,4% изученных образцов почв), в сухостепной, пустынной и полупустынной зоне (47,5%), а в таежно-лесной нечерноземной зоне она мала (13,4% изученных образцов почв).

Стронциево-кальциевые биогеохимические провинции Таджикистана

Источники стронция. Непосредственным источником стронция в почвах рассматриваемой провинции являются горные породы, которые в ряде районов Таджикистана характеризуются высоким содержанием стронция.

В геологическом строении этих пород участвуют палеогеновые, неогеновые и четвертичные отложения, представленные глинами, песчаниками, гипсами, доломитами и известняками с многочисленными прожилками кальцита. Содержание стронция и кальция в них, по нашим данным, колеблется для стронция в пределах от 0,1—47,5, для кальция от 2,9 до 42,5% (табл. 48)

Таблица 48

Содержание стронция и кальция в породах целестиновых оруденений Таджикистана, в % [1]

Породы	Sr	Ca	Ca/Sr
Известняки	0,6	42,5	70,7
Доломиты	0,12	32,5	268,0
Пестроцветы	0,49—4,9	2,5—5,0	1,1—51
Серые глины	0,1	6,0	6,0
Красные глины	0,12	7,5	62,5
Целестины в виде желваков	46	2,9	0,06
Целестины в линзах	47,5	10,5	0,22

[1] Определение стронция и кальция в породах, а также во всех других образцах, велось спектральным методом по линии 3464,5 — для стронция, 3181,3 — для кальция (Русанов и др., 1960) и методом пламенной спектрофотометрии (Полуэктов, 1958, 1959).

Почвы. Большое значение в обогащении почв стронцием имеет и постоянно происходящий вынос его из горных пород в процессе выветривания. Вынос может осуществляться в форме механического переноса частичек сернокислого стронция ветром, водами, льдом и т. д. с образованием первичных ореолов рассеяния стронция вблизи рудопроявлений, а также путем растворения выщелочного стронция и перевода его в более подвижное состояние.

При определенных условиях (степени гумусности, pH, механического состава, водного режима почв, а также содержания в ней CO_2, солей и т. д.) подвижный стронций (Sr^2) задерживается почвенными коллоидами или фиксируется в кристаллических решетках устойчивых минералов алунитового типа. Стронций мигрирует в почвах в виде бикарбонатов, карбонатов, хлоридов, сульфатов; карбонаты и сульфаты стронция менее растворимы, чем соответствующие соли кальция. Растворимость солей стронция и кальция зависит от химического состава среды. В присутствии хлоридов щелочных металлов, например, NaCl, образуется хлористый стронций (Rancama, Sahama, 1950) и растворимость стронция увеличивается. Дингер (Dinger, 1930) нашел, что растения могут переводить сульфат стронция в карбонат или бикарбонат. Некоторые виды бактерий пре-

вращают карбонаты кальция и стронция в бикарбонаты и переводят эти металлы в более растворимые формы. Такие биогенные процессы, по-видимому, могут играть значительную роль в миграции стронция в биосфере. Некоторые различия растворимости солей стронция и кальция и условий осаждения этих металлов имеют значение для преимущественного накопления одного из металлов в природных условиях (например, накопление стронция в пойменных почвах).

Величина отношения Ca/Sr характеризует относительное изменение концентрации Ca и Sr в процессе их совместной миграции. В результате миграции стронция могут возникнуть вторичные ореолы накопления стронция в почве.

В условиях Таджикистана процессы выщелачивания и выноса стронция из горных пород как в легкорастворимой, так и механической форме наиболее активно происходят в весеннее время. Обилие влаги в этот период способствует созданию нисходящих токов в почвах, в результате чего легко растворимые соединения стронция вымываются в более глубокие горизонты и грунтовые воды, которые переносят их на большие расстояния в районы сноса. Высок и механический перенос частичек целестина весенними талыми водами.

Таблица 49

Среднее содержание стронция и кальция в почвах Таджикистана (в процентах на сухое вещество)

Южные субрегионы биосферы				Северные субрегионы биосферы			
Число шурфов	Ca	Sr	отношение Ca/Sr	Число шурфов	Ca	Sr	отношение Ca/Sr
Районы первичного накопления стронция							
27	6,25	0,95	6,6	17	13,5	0,5	27
Районы вторичного накопления стронция							
36	5,0	0,06	83	32	8,4	0,068	123
Фоновые районы							
10	6,4	0,049	131	5	7,1	0,041	170
Курские черноземы							
	4,0	0,02	200				

Интенсивность биологического круговорота весной так же достигает максимума. Мобилизация минеральных веществ (в их числе и стронция) и возвращения их в почву после отмирания в этот период составляет 600 *кг/га* (Ковда, 1954). В летнее время процесс выщелачивания и выноса стронция резко ослабевают. В зольном круговороте участвует только 10—15 *кг/га* минеральных веществ (Ковда, 1954). Таким образом, в летний период происходит только перемещение химических элементов, в том числе и стронция, в пределах микрорельефа.

Как видно из табл. 49, общий фон содержания стронция в почвах Таджикистана довольно высокий и в среднем составляет 0,049% стронция (на сухую почву) для южных и 0,041% — для северных его районов. Если сравнить эти величины со средним содержанием стронция в курских черноземах — 0,02%, которые принимаются за эталон (Ковальский, 1958), то среднефоновая концентрация его в почвах Таджикистана повышена в 2,5—2 раза.

Содержание кальция в черноземных почвах в среднем составляет около 4%, а в почвах изучаемой провинции — 6,4% для южных и 7,1% для

северных районов. Поэтому коэффициент Ca/Sr для курских черноземов (200) выше среднефонового отношения кальция к стронцию в почвах как южных (131), так и северных районов (170) Таджикистана.

Обогащение различных почв Таджикистана стронцием определяется как типом почв, например, засоленные почвы, так и расположением их в районах выходов целестиновых пород или в местах его сноса, например, горно-коричневые карбонатные почвы и сероземы (табл. 50).

Таблица 50

Содержание стронция и кальция в различных типах почв Таджикистана, в %

Почва	Число анализов	Sr		Ca		Отношение Ca/Sr
		среднее содержание	пределы колебаний	среднее содержание	пределы колебаний	
Горно-коричневые карбонатные	264	0,2	0,04—9,5	8,0	0,8—22,0	40
Сероземы	164	0,12	0,03—3,2	7,1	1,4—30,0	60
Слабозасоленные аллювиально-луговые и солончаки	4	0,16	0,1—0,25	10,8	6,9—17,6	68
Горно-коричневые типичные	12	0,037	0,017—0,042	4,5	0,4—15,0	121
Горно-светло-коричневые	5	0,045	0,02—0,07	5,0	4,8—5,5	110

На общем фоне повышенного содержания стронция в почвах Таджикистана выделяются локальные участки с очень большой концентрацией его до 9,5% в горно-коричневых карбонатных почвах и 3,2% в светлых сероземах, т. е. в 475 и 160 раз больше, чем в курских черноземах (Ковальский, Блохина, Засорина, Никитина, 1968).

На основании изучения генеза обогащенных стронцием почв, в пределах Таджикистана можно выделить районы первичного и вторичного накопления этого металла.

Районы первичного накопления стронция в почве. Непосредственно причиной обогащения почв этих районов стронцием является формирование их на стронциевых породах. В среднем уровень стронция в почвах, развитых на обогащенных им породах, составляет 0,95% (на сухую почву) для южных и 0,5% для северных районов, что в 20 и 12 раз выше его среднефонового содержания в почвах Таджикистана, или в 47, 5 и 25,0 раз выше, чем в курских черноземах.

Несмотря на то что содержание кальция в этих почвах (6,25% для юга и 13,5% для севера Таджикистана) также повышено по сравнению с курскими черноземами (4%), коэффициент в них значительно ниже (в 30 и 8 раз), чем в эталонной провинции. Максимальное содержание стронция в почвах районов первичного накопления достигает 9,5%. Такую высокую концентрацию стронция можно объяснить только обогащением почв постоянным притоком растворов, обогащенных стронцием, осаждением его из растворов и поглощением коллоидами почв, а также наличием в почве мельчайших частичек целестина.

Содержание стронция в почвах первичного его накопления во всех случаях выше 600 *мг/кг* почвы, что является верхней пороговой границей и указывает на возможность возникновения стронциевых биологических эффектов. Из всех исследованных почв ореолов первичного накопления 93% содержат стронция более 1000 *мг/кг*. Это очень большая величина.

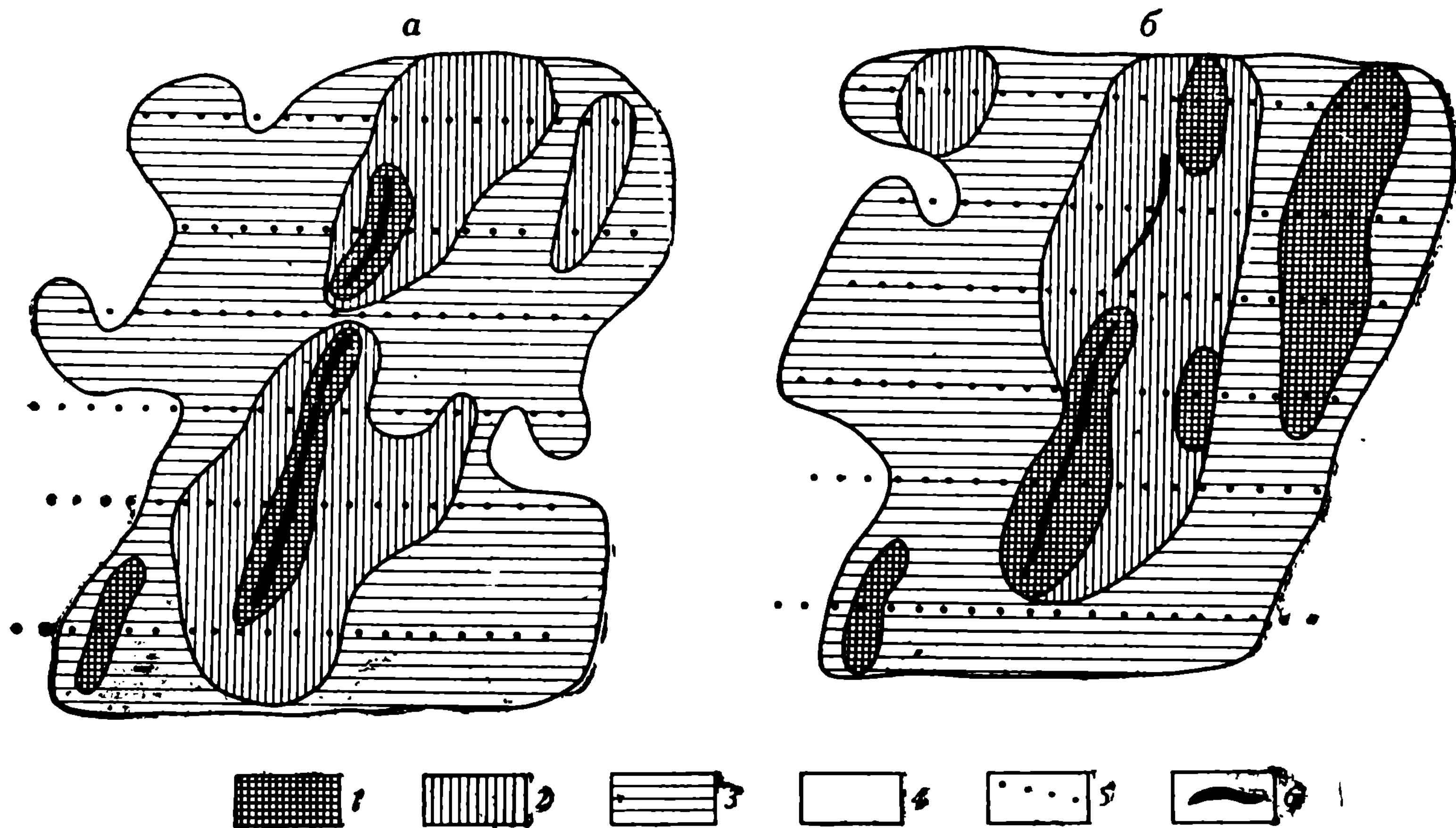


Рис. 85. Схема изоконцентраций стронция в почвах (*а*) и растениях (*б*), в % (участок 1 биогеохимической провинции Южного Таджикистана)

а: *1* — >1; *2* — 0,9—0,05; *3* — 0,06—0,09; *4* — <0,06; *5* — точки отбора проб; *6* — рудное тело; *б*: *1* — >1; *2* — >0,5; *3* — 0,1—0,3; *4* — <0,1; *5—6* — см. *а*

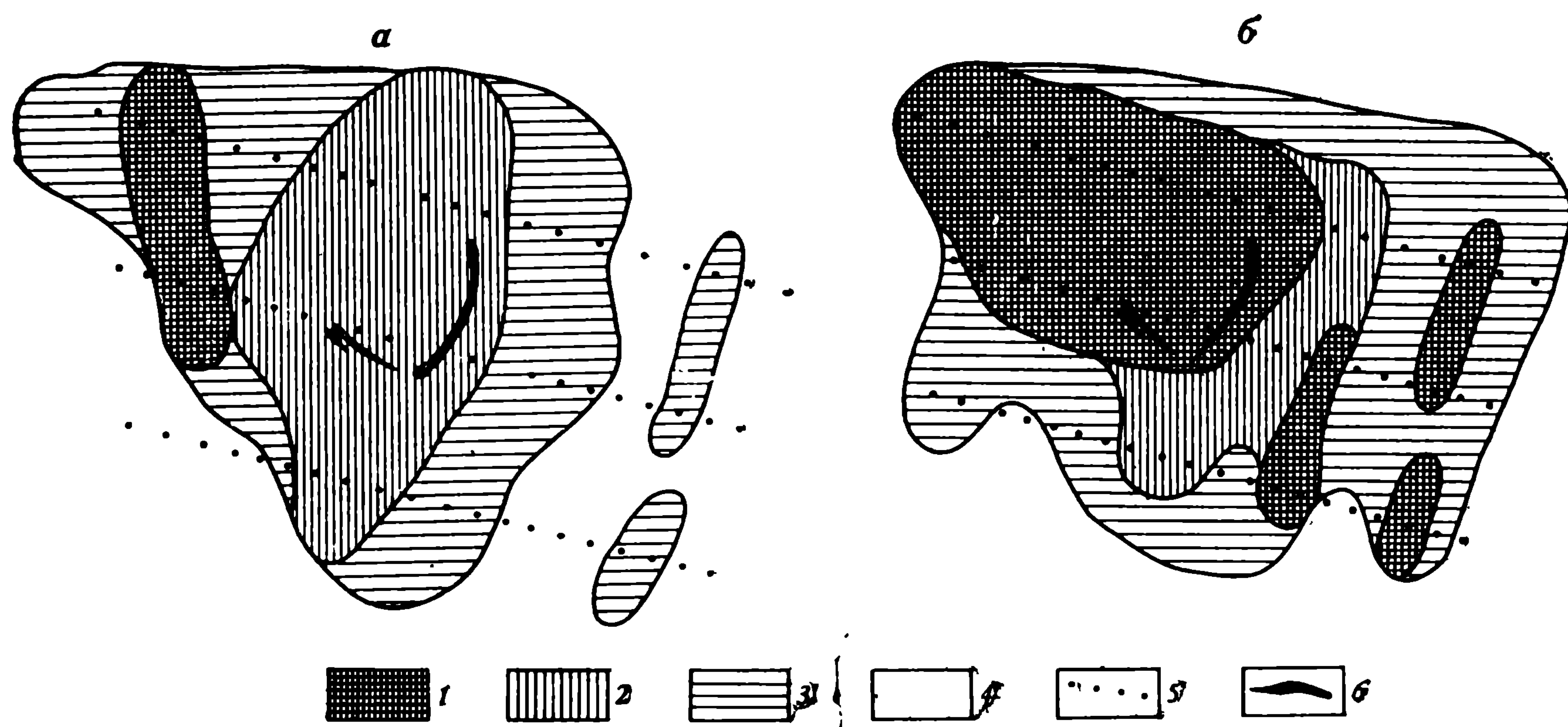


Рис. 86. Схема концентраций стронция в почвах (*а*) и растениях (*б*), в % (участок 2 биогеохимической провинции Южного Таджикистана)

а: *1* — 0,9—1,5; *2* — 0,2—0,9; *3* — 0,08—0,2; *4* — 0,03—0,08; *5* — точки отбора проб; *6* — рудное тело; *б*: *1* — >1; *2* — >0,5; *3* — 0,1—0,3; *4* — <0,1; *5* и *6* — см. *а*

В качестве примера участков первичного накопления стронция приводятся четыре картограммы распределения этого элемента в почвах и растениях двух южных районов Таджикистана (рис. 85, 86).

Картирование этих участков проводилось согласно правилам биогеохимического метода поисков (Малюга, 1963) по профилям прямоугольной сетки, расстояние между профилями 50 *м*, а между точками отбора проб 10—20 *м*.

На картограммах выделены ореолы с высоким содержанием стронция в почвах (от 0,01 до 1%) и в растениях (0,1 до 1% стронция на золу). При оконтуривании ореолов рассеяния стронция в почвах, помимо содержания его в них, учитывались геология, ландшафт и рельеф местности.

Как видно из рис. 85, 86, размер и форма ореолов первичного рассеяния стронция вокруг рудного тела не всегда соответствует его контуру. Это можно объяснить и тем, что, возможно, границы рудного тела определены неточно. Кроме того, помимо рудного тела, большое влияние на распределение стронция в почвах оказывают биоклиматиче-

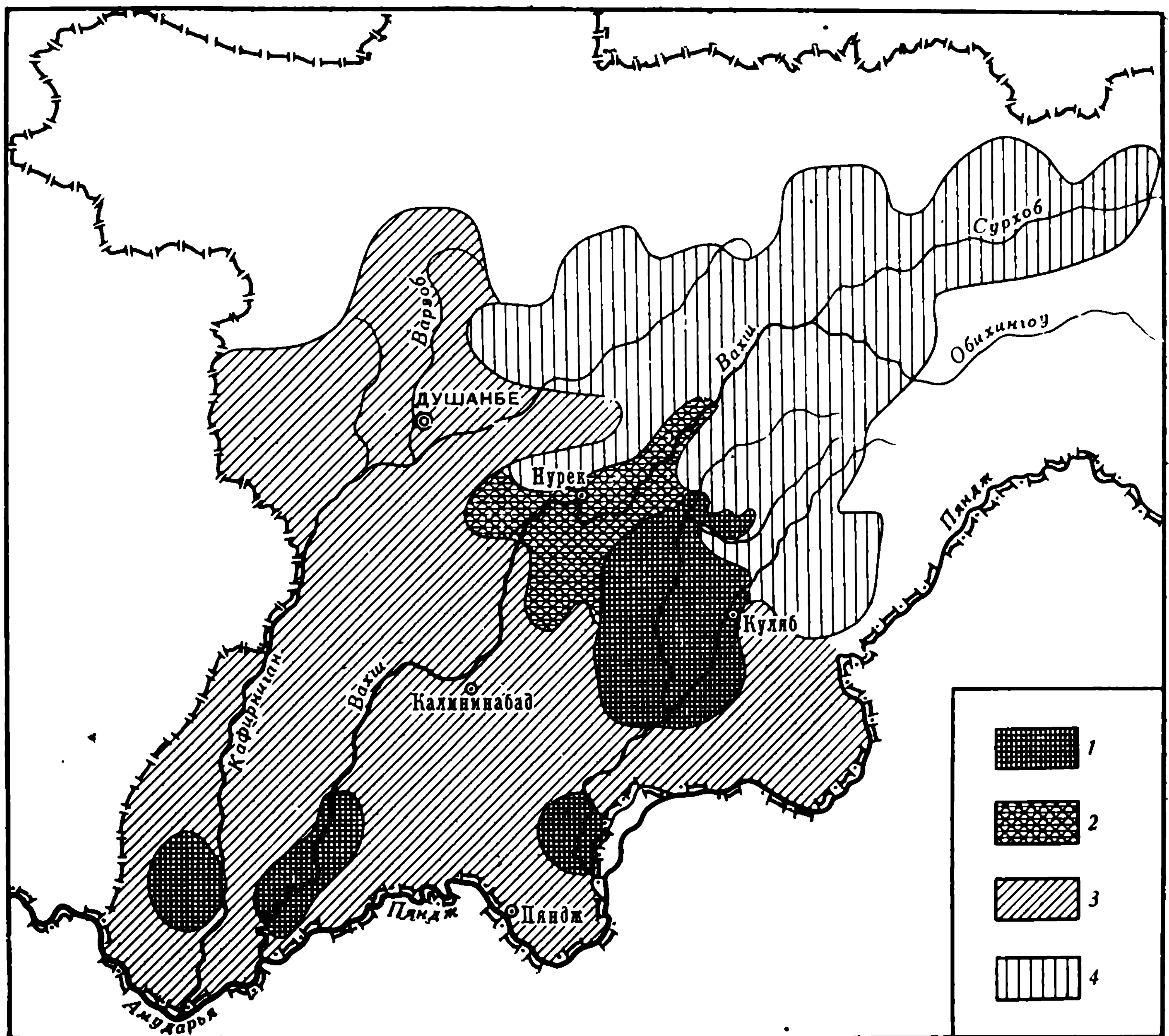


Рис. 87. Картограмма распределения стронция в почвах биогеохимической провинции Южного Таджикистана (в %)

1 — 0,1—0,9; 2 — 0,06—0,09; 3 — 0,04—0,06; 4 — 0,02—0,04

ские и геологические условия местности, а также физико-химические особенности миграции стронция в этих условиях.

Наложение картограмм распределения стронция в растениях на соответствующие картограммы для почв показывает, что между содержанием стронция в растениях и почвах, на которых они выросли, не всегда прослеживается коррелятивная зависимость. Все это свидетельствует о существовании сложных зависимостей, которые контролируют распределение стронция в системе порода — почва — растение.

Районы вторичного накопления стронция в почве. Возникновение вторичных ореолов накопления стронция в почвах обусловлено выносом его подземными водами при выветривании горных пород в форме наиболее растворимых солей — бикарбонатов — в районы сноса и переводом их там в малорастворимые соединения, возможно, в сернокислые и углекислые соли стронция. Образование последних в условиях аридного климата и большой засоленности почв представляется вполне вероятным. А так как участки вторичного накопления стронция в почвах Таджикистана расположены в поймах рек Исфара, Вахш, Ях-су, Таир-су, Кафарнига, то в образовании их можно предполагать и участие процессов сорбции стронция почвенными коллоидами, важное значение которых в почвенной миграции стронция уже отмечалось.

Среднее содержание стронция в почвах районов вторичного накопления равно 0,06 для юга и 0,068% для севера Таджикистана (см. табл. 49), т. е. в 1,2—1,4 раза выше, чем среднефоновая концентрация стронция в почвах Таджикистана и в 3—3,4 раза больше, чем в курских черноземах. Соотношение Ca/Sr в них (83 — для южных и 123 для северных районов) ниже, чем в эталонной зоне.

В районах вторичного накопления стронция 44% всех исследованных

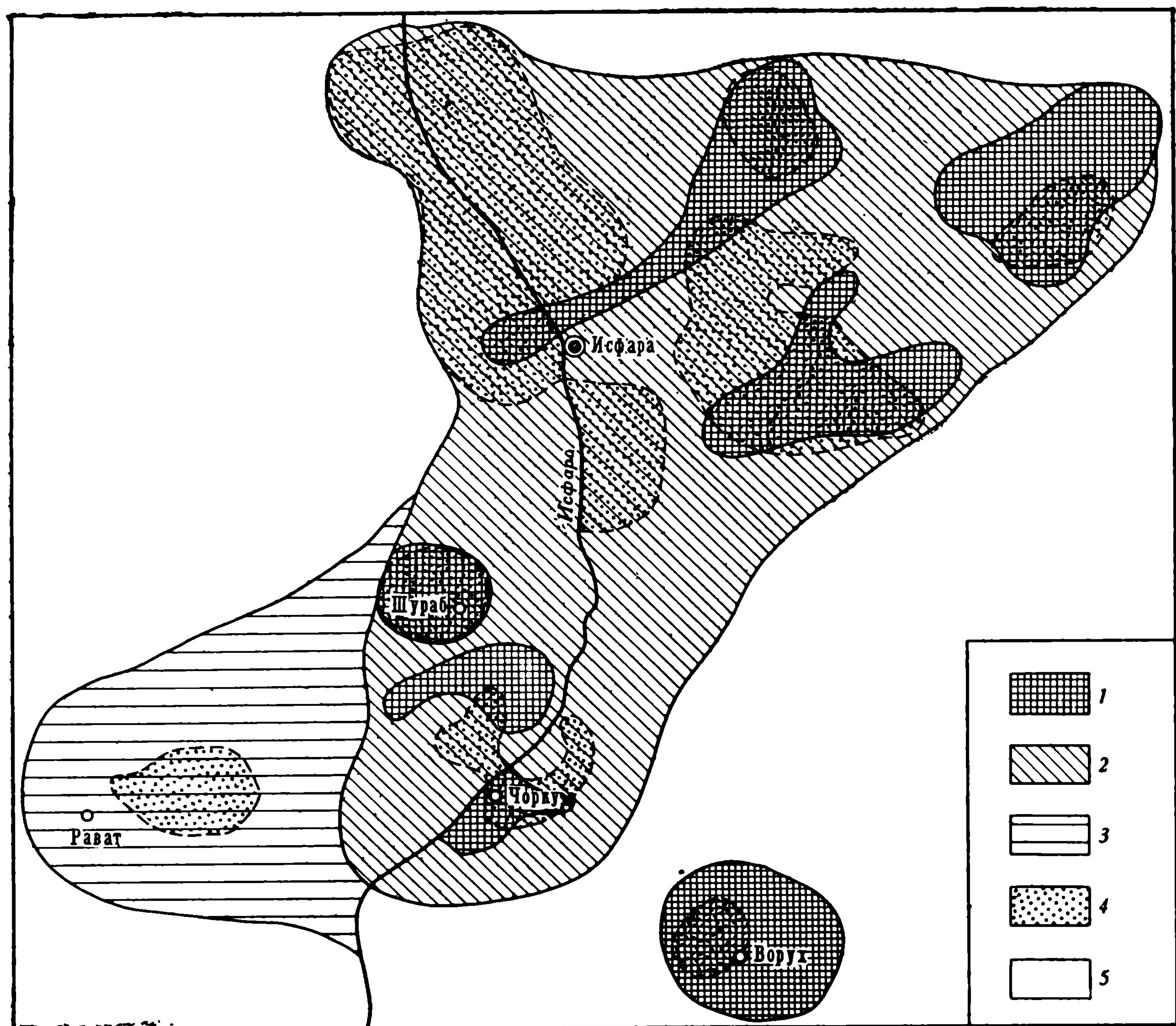


Рис. 88. Картограмма распределения стронция в почвах и растениях биогеохимической провинции Северного Таджикистана: в почвах (*1—3*) и растениях (*4—5*), в %
1 — 0,08—0,5; *2* — 0,05—0,08; *3* — <0,05; *4* — 0,01—1; *5* — <0,1

почв содержат стронция около 600 *мг/кг* почвы, но во многих случаях степень концентрирования близка к этой величине. Следовательно, в зоне вторичного накопления по содержанию стронция в почвах часто достигается критическая его концентрация.

Даже в районах фонового содержания стронция около 20% почв обогащены им до пределов верхних пороговых концентраций.

Проведенные исследования позволяют представить распределение стронция в почвах Таджикистана в виде картограмм.

Картограмма районов Южного Таджикистана (рис. 87) составлена на основе почвенной карты, а для северных районов (рис. 88) на основе геологической карты.

При составлении картограмм, помимо содержания стронция в почвах и типах почв, учтена геология, ландшафт и рельеф местности.

Картограммы показывают, что распределение стронция в почвах Таджикистана неоднородное. Высокогорные районы юга Таджикистана характеризуются наименьшей концентрацией стронция — от 0,02 до 0,04%. Исключение составляют районы выхода целестиновых пород, вокруг которых образовались участки первичного накопления стронция в почве (0,1—0,9%).

В постепенно понижающейся средней части юга Таджикистана концентрация стронция в почвах колеблется от 0,04 до 0,06%. Местами, в основном в поймах рек, возникают районы аккумуляции стронция — это участки вторичного накопления.

На севере Таджикистана распределение стронция в почвах также мозаично. Здесь, как и на юге республики, наиболее обогащены стронцием почвы первичных и вторичных участков его накопления.

Таким образом, и на севере и на юге Таджикистана наивысшие кон-

центрации стронция обнаружены в почвах районов первичного и вторичного его накопления. Однако только на основании анализа почв без изучения содержания стронция в водах, растениях и, главное, без установления реакции живых организмов (растений, животных, человека) на повышенное содержание стронция в среде эти районы не могут быть выделены в субрегионы биосферы — стронциевые биохимические провинции, но по содержанию стронция в почвах можно предугадать возможность появления у животных стронциевых эндемий на территориях, где его концентрация близка к 600 *мг/кг* почвы или выше этой величины.

Как было показано, таджикские стронциевые провинции богаты также кальцием. Поэтому они названы нами стронциево-кальциевыми. Под влиянием высоких концентраций кальция может тормозиться вредное действие стронция на животный организм.

Стронций в водах Таджикистана. По гидрологическим условиям Таджикистан относится к областям полусухого и сухого типа. Его природные воды карбонатно-сульфатного класса с различной степенью минерализации от 0,38 до 7,63 *г/л*. Стронций в водах этого класса находится в основном в бикарбонатно-сульфатной форме.

В табл. 51 приведены средние результатов наших анализов на содержание стронция и кальция в водах Таджикистана. Данные в таблице сгруппированы по тому же принципу, что и почвы.

Сравнивая приведенные в табл. 51 наши данные с данными А. П. Виноградова (0,5 *мг/л*), можно видеть, что природные воды районов первичного накопления его в почвах в среднем содержат в 100 раз для юга и в 36 раз для севера Таджикистана, а воды районов вторичного накопления соответственно — в 15 раз и 6 раз больше стронция. Средняя фоновая концентрация стронция в водах Таджикистана также довольно высокая и превосходит среднее содержание его в поверхностных водах СССР в 2,4 раза — для юга и 1,8 раза — для севера республики.

Содержание кальция в водах Таджикистана тоже высокое: до 1200 *мг/л*. Поэтому отношение Ca/Sr в водах Таджикистана (от 7 до 50) ниже, чем среднее отношение этих элементов в природных водах (200 — по А. П. Виноградову, 1952). И только в районах с фоновым содержанием оно в некоторых случаях, благодаря более низкому содержанию в них кальция, приближается к среднему — 180, 170, 150.

Таблица 51

Среднее содержание стронция и кальция в водах (реки, родники, арыки, каналы) Таджикистана (*мг/л*)

Южные районы				Северные районы			
Число проб	Ca	Sr	Отношение Ca/Sr	Число проб	Ca	Sr	Отношение Ca/Sr
Районы первичного обогащения почв стронцием							
8	635	50	12,7	8	360	18	20
Районы вторичного обогащения почв стронцием							
5	190	7,5	26	3	105	3,0	35
Районы с фоновым содержанием стронция в почвах							
7	75	1,2	62,5	5	80	0,9	90
Среднее по водам СССР (Виноградов, 1952)							
	100	0,5	200				

Наиболее высокое содержание стронция обнаружено в водах районов первичного и вторичного накопления этого элемента в почвах. Концентрация стронция в этих водах значительно выше, чем соответствующее среднефоновое его содержание. Так, в водах районов первичного накопления концентрация стронция колеблется от 5 до 100 *мг/л* (при среднем 50 *мг/л*) для юга и от 4,2 до 50 *мг/л* (при среднем 18 *мг/л*) для севера республики, т. е. в 41 раз больше (на юге) и 55 раз (на севере), чем их среднее фоновое содержание.

В водах районов вторичного накопления концентрация стронция превосходит его среднефоновое содержание уже только в 6 раз для юга и в 3 раза — для севера.

Таким образом, прослеживается прямая корреляция содержания стронция в воде и в почвах. Эта связь особенно наглядна на примере родников Новордон-Чашма (содержание стронция 100 *мг/л*) и Сарым-Саглы (90 *мг/л*), которые расположены в районах выходов целестиновых пород.

Известно, что содержание стронция в водах повышается одновременно с увеличением их общей минерализации. Эта закономерность установлена и для вод Таджикистана. Так, если маломинерализованные природные воды (0,07 *г/л*) районов распространения уровской эндемии содержат стронция от 0,2 до 1,2 *мг/л*, то в высокоминерализованных водах Таджикистана его содержание колеблется от 0,5 до 100 *мг/л*.

Высокой концентрации стронция в водах р. Кзыл-су (75 *мг/л*), родников Новордон-Чашма (100 *мг/л*) и Даудыр (50 *мг/л*) соответствует и высокая степень минерализации этих вод — 7,63; 1,84; 5,06.

Итак, на основании проведенного исследования распределения стронция в природных водах Таджикистана можно придти к заключению, что концентрация стронция в водах Таджикистана коррелирует с высоким содержанием его в почве и степенью минерализации этих вод. Самые высокие концентрации стронция обнаружены в водоисточниках, расположенных в районах первичного и вторичного обогащения ими почв. В этих условиях животные в некоторых случаях могут с питьевой водой получить значительные количества стронция. Так как растения в известной мере отражают химический состав среды, то естественно ожидать присутствие больших количеств стронция и в растительных пищевых продуктах, произрастающих в этих районах.

Содержание стронция в растениях. Из табл. 52 видно, что растения стронциевых провинций Таджикистана накапливают от 0,08 до 1,0% стронция (на сухое вещество). Растения, произрастающие в районах первичного накопления стронция в почвах, характеризуются более высоким его содержанием в среднем от 0,03 до 0,2%, тогда как в районах вторичного его накопления оно в среднем колеблется от 0,023 до 0,036%. На территории с фоновым содержанием стронция в почвах концентрирование его растениями наименьшее, в среднем от 0,01 до 0,023% (на сухое вещество).

Наблюдается экологическая зависимость концентрирования стронция растениями от содержания его в почве. Но это только в общей форме. В отдельных же случаях закономерность может усложняться и при высокой концентрации стронция в почве поглощение его растениями тормозится, а иногда сохраняется на одном достигнутом уровне, несмотря на повышение в почве. Это объясняется зависимостью поглощения стронция растениями не только от его концентрации в почве, но и от формы биохимической адаптации растения к условиям геохимической среды.

Следовательно, не всегда может наблюдаться соответствие между содержанием стронция в почвах и растениях.

Такой же вывод следует и из результатов биогеохимического картирования ореолов первичного рассеяния стронция в районах выходов пород, обогащенных этим методом (см. рис. 85, 86).

Все это свидетельствует о существовании сложных зависимостей, которые контролирует форма адаптации процессов поступления химических элементов из почв в растения.

Реакция растений на избыточное содержание стронция в среде. Среди адаптированных к повышенным или пониженным концентрациям химических элементов во внешней среде можно выделить растения-концентраторы (Ковальский, Петрунина, 1965).

Примеры растений концентраторов стронция в условиях провинций Таджикистана приведены в табл. 53.

Нарушения анатомического строения наблюдается не только у многолетних растений. Как показали последующие наблюдения, однолетники из группы непривычных концентраторов обнаруживают аналогичные анатомические изменения. В качестве примера можно привести ремерию

Таблица 52

Среднее содержание стронция и кальция в растениях (500 проб) Таджикистана, в процентах к сухому веществу

Южная провинция				Северная провинция			
Число исследованных проб растений	Sr	Ca	Отношение Ca/Sr	Число исследованных проб растений	Sr	Ca	Отношение Ca/Sr
Территории первичного накопления стронция в почвах							
26	0,194 (0,014—1,0)	1,32 (0,2—3,0)	6,8	18	0,03 (0,02—0,044)	1,3 (0,51—2,79)	43
Территории вторичного накопления стронция в почвах							
37	0,036 (0,03—0,19)	1,58 (0,12—5,0)	44	31	0,023 (0,008—0,04)	1,46 (0,22—3,24)	
Территории с фоновым содержанием стронция в почве							
10	0,023 (0,002—0,05)	1,4 (0,1—5,0)	61	8	0,01 (0,003—0,05)	1,13 (0,2—3,0)	113

Таблица 53

Содержание кальция и стронция в растениях-концентраторах, в % на сухое вещество

Растение	Районы первичного и вторичного накопления стронция в почвах				Районы с фоновым содержанием стронция в почвах			
	Ca	Sr	отношение Ca/Sr	концентрирование Sr	Ca	Sr	отношение Ca/Sr	концентрирование Sr
Echium italicum (синяк)	1,1	0,9	1,2	450	1,0	0,008	125	4
Alhagi kirghisorum (верблюжья колючка)	0,75	0,4	1,8	200	0,85	0,018	47	9
Ampelopsis vitifolia (виноград)	1,4	1,25	1,1	625	0,5	0,01	50	5
Glycyrrhiza glabra (солодка)	0,54	0,21	2,6	100	4,8	0,075	490	37
Artemisia sp. (полынь)	2,9	0,03	96	15	0,75	0,001	750	0,5
Rosa sp. (шиповник)	2,6	0,16	16	80	2,0	0,007	286	3,5

отогнутую (Roemeria refracta D. C.). Этот вид интересен также в морфологическом отношении, так как в районах стронциевых провинций возникают формы с аномальным строением цветка. Анатомические и морфологические особенности ремерии отогнутой из районов стронциевого обогащения изучены Н. С. Петруниной. Измененные формы ремерии были обнаружены в районах Южного Таджикистана на задернованных склонах, на почвах, содержащих 0,018% стронция и в посевах овощных культур, где использовались поливные воды с высоким содержанием стронция — 100 *мг/л*. Измененные формы составляли 10—20% от общего числа экземпляров популяции данного вида и отличались повышенным содержанием стронция. При этом наиболее обогащенными органами оказались стебли, листья и бутоны; корни содержали в 2 раза меньше стронция. Измененные формы ремерии обладают ярко выраженной рассеченностью лепестков цветка (рис. 89). Чаще встречаются лепестки с короткой боковой лопастью или сегментом, напоминая рукавицу с оттянутым пальцем. Подобное явление было отмечено ранее Н. С. Малашкиной (1960) в Армении у мака крупнокоробчатого из того же семейства, произрастающего в условиях свинцово-цинкового обогащения. Дополнительные анализы ремерии на содержание этих элементов показали, что концентрация свинца и цинка у нормальных и измененных форм сохраняется в пределах нормы, оставаясь на одном уровне. Таким образом видно, что внешне сходные изменения вызываются разными причинами, в данном случае у ремерии несомненно это явление связано с высоким содержанием стронция в почвах и организме растения. В литературе имеются указания, что при изменении условий внешней среды у маковых наблюдается тенденция к образованию уродливых форм за счет сегментации лепестков цветка (Федоров, 1958).

Помимо изменений цветка, у ремерии отогнутой происходит некоторая задержка в развитии пластинки листа, сокращается ее сегментация, в результате чего возникают дважды перисторассеченные, либо перисторассеченные листья вместо трижды перисторассеченных. Однако рост растений не подавляется. На листьях можно наблюдать бурые некротические пятна размером 2—3 *мм* в диаметре. В условиях обогащения у растений резко снижено накопление крахмала в стебле. Даже в цветоносах под бутонами в клетках сердцевины и паренхимы первичной коры крахмал отсутствует. Крахмальные зерна, имеющиеся в межпучковой паренхиме и эндодерме, в 1,5—2 раза мельче, чем у нормальных форм из необогащенных районов.

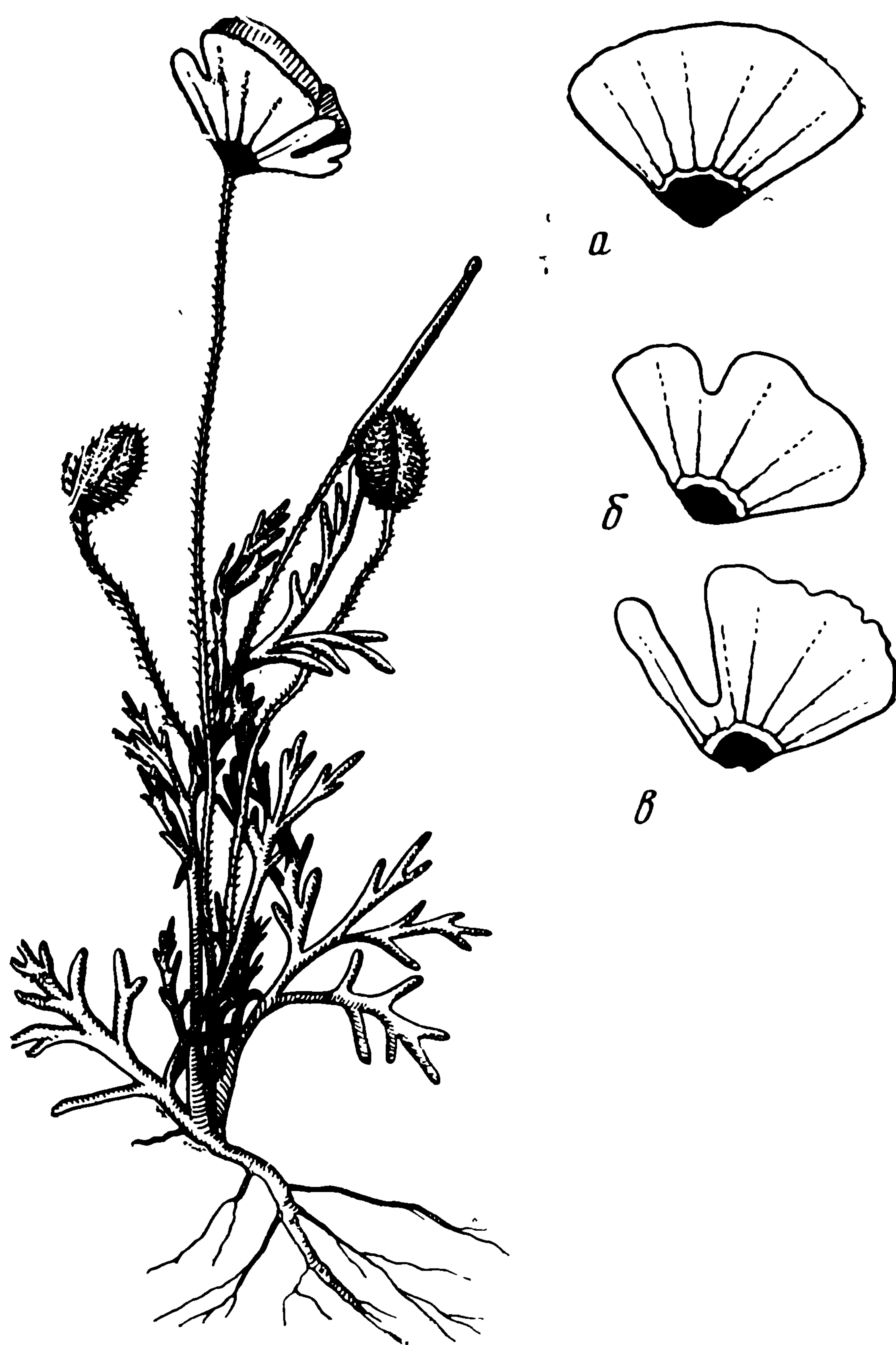


Рис. 89. Измененная форма ремерии Roemeria refracta D. C.

а — нормальные лепестки цветка,
б, *в* — измененные лепестки

Стронций в организме животных и человека в условиях стронциево-кальциевых субрегионов Таджикистана

Содержание стронция и кальция в растительных продуктах питания населения провинций Северного Таджикистана. Данные, приведенные в табл. 54, показывают, что население, проживающее в селениях Ляккан, Исфара, Чорку, Самаркандек, расположенных в районах первичного и вторичного обогащения почв стронцием, получают с растительной пищей в 1,3—3,5 раза больше стронция, чем население сел. Роват, находящегося за пределами районов обогащения почв этим элементом. Довольно высокие концентрации кальция в растительных продуктах имеют близкие значения для всех населенных пунктов. Поэтому изменение коэффициента Ca/Sr в них, а именно его увеличение для растительных продуктов территорий с близким к фоновому содержанию стронция в почвах, обусловлено стронцием.

Таблица 54

Среднее содержание кальция и стронция в местных растительных пищевых продуктах (170 проб) северных районов Таджикистана (в % на золу)

Населенный пункт	Sr		Ca		Отношение Ca/Sr
	среднее содержание	пределы колебаний	среднее содержание	пределы колебаний	
Ляккап	0,048	0,005—0,26	3,2	0,2—11,3	66,6
Исфара	0,053	0,005—0,20	4,7	0,4—15,1	88,7
Чорку	0,022	0,003—0,04	2,0	0,8—4,6	99,9
Самаркандке	0,020	0,005—0,037	2,4	0,6—4,3	120,0
Ровaт (Кирг. ССР)	0,015	0,006—0,02	3,4	0,9—4,4	226,6

Таким образом, поступление стронция в организм человека с растительной пищей с питьевыми водами в обогащенных районах Северного Таджикистана будет значительно выше, чем в контрольном (сел. Роват). Однако разнообразие потребляемых человеком продуктов питания, наряду с растительной пищей, включает и привозные продукты не местного происхождения. В результате этого непосредственное воздействие геохимической среды на организм человека будет сглаживаться.

Степень накопления стронция в растениях, используемых человеком для питания, так же как и в диких растениях, зависит не только от уровня стронция в почвах, на которых они растут, но и от способности растений накапливать стронций. Наиболее богаты стронцием растения семейств зонтичных (0,044%), лоховых (0,036%), виноградовых (0,037%). Затем в убывающей последовательности идут растения семейств розоцветных (0,024%), бобовых (0,023%) и перечных (0,012%). Наименьшим содержанием стронция характеризуются злаковые (0,011%) и пасленовые (0,009%).

Содержание стронция и кальция в кормах и кормовых рационах в провинциях Северного Таджикистана. Данные по содержанию стронция и кальция в кормовых травах изучаемых районов представлены в табл. 55. Наибольшее содержание стронция в растительных кормах отмечено в селениях, расположенных у выходов пород, обогащенных стронцием — Ляккане, Кулькенте и Чильгазы. Среднее содержание стронция в пастбищных травах сел. Ляккан составляет 0,15% на золу и варьирует в пределах от 0,12 до 0,20%, в селениях Кулькент и Чильгазы — 0,13% (0,10—0,17%). Содержание стронция в сеяных травах (клеверное сено, люцерна) с пойменных орошаемых земель несколько выше и составляет

в среднем для с. Ляккан 0,24% на золу, для селений Чильгазы и Кулькент — 0,18%.

По мере удаления от выходов пород, обогащенных стронцием, содержание этого элемента в растительных кормах снижается. В районах Исфары, Чорку и Самаркандека (районы вторичного обогащения стронцием) содержание стронция в пастбищных травах составляет в среднем 0,10—0,11% на золу, а в клеверном сене — 0,15%. В районе сел. Рават, расположенном за пределами района стронциевого обогащения, содержание стронция в растительных кормах является наиболее низким. В пастбищных травах содержание элемента колеблется в пределах от 0,05—0,07% на золу, а для сеяных трав составляет в среднем 0,09 с колебаниями от 0,08 до 0,09%.

Для сравнения анализировались растительные корма Калужской обл., содержание стронция в которых составило в среднем 0,02% на золу. Таким образом, содержание стронция в растительных кормах обогащенных районов Северного Таджикистана в 6—10 раз превышает содержание стронция в кормах контрольных районов Калужской обл. и в 2—4 раза выше, чем в кормах контрольного района Северного Таджикистана вблизи сел. Рават.

Содержание кальция в кормах обогащенных районов сравпительно высокое — 9,0—14%. Однако несмотря на большое количество кальция коэффициент Ca/Sr для кормовых трав обогащенного района меньше, чем за пределами этого района (сел. Рават) и намного меньше, чем в контрольном районе Калужской обл. Так в районе сел. Ляккан для клеверного сена этот коэффициент равен 52, для района Равата 133, а для Калужской обл.—760.

Расчет суточных рационов показал, что поступление стронция в организм овец в среднем за сутки составляет для обогащенного района Северного Таджикистана 500—700 *мг*, для контрольного района (сел. Рават) — 250—350 *мг* и для района Калужской обл. 50—60 *мг*. Коэффициент Ca/Sr в них соответственно равен 50, 100 и 500.

Таблица 55

Содержание стронция и кальция в растительных кормах (в %, на золу)

Район	Химический элемент	Пастбищные травы			Клевер и люцерна		
		среднее содержание	пределы колебаний	отношение Ca/Sr	среднее содержание	пределы колебаний	отношение Ca/Sr
Сел. Ляккан	Sr	0,15	(0.12—0,20)		0,24	(0,20—0,26)	
	Ca	11,0	(9,2—13,8)	73	12,5	(11,1—14,0)	52
Сел. Кулькент	Sr	0,13	(0,11—0,17)		0,18	(0,16—0,21)	
	Ca	10,6	(9,5—12,7)	81	12,3	(10,7—13,0)	68
Сел. Чильгазы	Sr	0,125	(0,10—0,17)		0,18	(0.17—0,20)	
	Ca	9,8	(9,0—12,6)	78	14,3	(12,3—15,1)	79
Исфара	Sr	0,10	(0,09—0,15)	118	0.15	(0,14—0,15)	
	Ca	11,8	(8,1—13,6)		13,3	(12,1—13,7)	89
Сел. Чорку	Sr	0,11	(0,10—0,14)		0,15	(0,13—0,16)	
	Ca	11,8	(9,0—13,1)	107	12,1	(10,9—13,5)	80
Сел. Самаркандек	Sr	0,10	(0,09—0,12)		0,14	(0,10—0,15)	
	Ca	8,9	(8,6—10,7)	89	12,5	(11,2—13,4)	89
Сел. Рават	Sr	0,06	(0,05—0,07)		0,09	(0,08—0,09)	
	Ca	11,6	(9,0—13,0)	193	12,0	(10,3—13,0)	133
Калужская обл.	Sr	0,02	(0,019—0,02)		0,02		
	Ca	12,4	(11,8—14,0)	620	15,2	(12,2—16,2)	760

Распределение стронция и кальция в органах и тканях овец. Исследование органов и тканей овец (кости, хрящи, внутренние органы, мышцы) показало, что поступающий в организм стронций накапливается, главным образом, в костной ткани. Величина отложения стронция в значительной степени определяется содержанием его в рационе. Максимальному содержанию стронция в рационе (сел. Ляккан) соответствует наибольшее содержание стронция в костях — 0,10—0,14% на золу. Снижение стронция в рационе вызывает уменьшение его в костной золе: в районе сел. Рават — 0,046, в Калужской области — 0,030% (табл. 56).

Таблица 56

Содержание кальция и стронция в костях овец (% на золу) *

Район	Sr		Ca		Отношение Ca/Sr
	среднее содержание	пределы колебаний	среднее содержание	пределы колебаний	
Сел. Ляккан	0,130	0,110—0,140	38,6	35,7—39,7	297
Сел. Кулькент	0,080	0,080—0,090	40,3	40,6—40,0	503
Сел. Чильгазы	0,081	0,076—0,090	40,9	40,0—41,9	511
Исфара	0,060	0,050—0,070	40,4	38,0—42,8	673
Сел. Чорку	0,060	0,050—0,070	41,0	40,3—41,8	683
Сел. Самаркандек	0,053	0,050—0,065	40,8	40,6—41,0	770
Сел. Рават	0,046	0,046—0,050	38,2	37,5—41,0	850
Калужская обл.	0,030	0,030—0,031	42,0	42,0—42,0	1400

* В каждом районе было взято по 5 образцов.

Повышенное содержание стронция в костной ткани определяет резкий сдвиг соотношения Ca/Sr, которое для золы костей животных района сел. Ляккан равно 297, сел. Рават — 850, а для контрольного района Калужской области — 1400.

Следует отметить, что величина отношения Ca/Sr в костях овец увеличивается по сравнению с величиной этого отношения в рационах для изучаемых районов Северного Таджикистана в 6—8 раз, а для Калужской обл.— в 3 раза.

Очевидно, что существующая в организме избирательность по отношению к кальцию в определенной мере регулирует отложение стронция, препятствуя его всасыванию и отложению в органах и тканях, что особенно проявляется в обогащенных районах.

Зависимость накопления стронция в организме животных от содержания его во внешней среде подтверждается также данными по отложению стронция в костях кур и скорлупе куриных яиц (таблицы 57 и 58).

Содержание стронция во внутренних органах также зависит от содержания его в рационе. В условиях нормального содержания стронция в рационе (Калужская обл.) внутренние органы (печень, сердце, селезенка, почки, легкие, мышцы) содержат $1 \cdot 10^{-4}$—$2 \cdot 10^{-4}$% стронция на сырое вещество (табл. 59). В условиях же избыточного поступления стронция в организм (сел. Ляккан) содержание стронция в этих органах увеличивается, причем особенно высокое содержание отмечается в почках, через которые происходит частичное выделение стронция из организма.

Баланс стронция и кальция в организме животных. Для изучения обмена стронция и кальция в организме животных были поставлены балансовые опыты на овцах из районов, характеризующихся различным содержанием стронция в почвах, водах и кормовых рационах. Во всех трех районах (селения Ляккан и Рават, Калужская обл.) опыты проводились

Таблица 57

Содержание кальция и стронция в костях кур (в % на золу)

Район	Число образцов	Sr		Ca		Отношение Ca/Sr
		среднее содержание	пределы колебаний	среднее содержание	пределы колебаний	
Сел. Ляккан	6	0,100	0,090—0,110	37,5	35,8—38,0	375
Сел. Кулькент	5	0,075	0,074—0,080	34,9	34,3—35,0	465
Сел. Чильгазы	То же	0,070	0,068—0,075	35,7	34,3—37,0	501
Исфара	»	0,065	0,062—0,070	36,7	35,2—37,4	564
Сел. Чорку	3	0,059	0,052—0,068	35,9	34,3—37,3	600
Сел. Самаркандек	То же	0,057	0,055—0,065	40,3	40,0—40,6	707
Сел. Рават	»	0,046	0,045—0,047	39,3	38,9—41,0	854
Калужская обл.	4	0,034	0,035—0,046	40,0	39,6—41,6	1180

Таблица 58

Содержание кальция и стронция в скорлупе яиц (в % на золу)

Район	Число образцов	Sr		Ca		Отношение Ca/Sr
		среднее содержание	пределы колебаний	среднее содержание	пределы колебаний	
Сел. Ляккан	7	0,140	0,110—0,157	35,1	33,7—37,2	250
Сел. Кулькент	5	0,082	0,070—0,095	37,2	33,7—39,6	454
Сел. Чильгазы	8	0,078	0,070—0,083	37,3	34,1—34,4	478
Исфара	5	0,073	0,061—0,078	38,0	34,5—39,7	520
Сел. Чорку	6	0,067	0,060—0,071	37,4	34,0—40,0	558
Сел. Самаркандек	То же	0,065	0,060—0,073	37,9	33,8—40,1	583
Сел. Рават	7	0,053	0,049—0,060	36,7	33,0—39,8	734
Калужская обл.	10	0,046	0,040—0,050	37,2	35,2—39,7	809

по единой схеме. В течение всего опыта животные находились на зоотехнически обоснованном рационе. Добавки хлористого стронция (3 *г*) и спиртовый раствор витамина D (20 тыс. *м. е.*) добавлялись к питьевой воде.

Количество стронция, отложившегося в организме овец, неодинаково и составляло для животных сел Ляккан 34,2 *мг* или 13,7% от общего количества элемента, поступившего в организм (246 *мг*), для животных района сел. Рават — 12,0 *мг* или 8,4% (поступило в организм 143 *мг*) и для овец Калужской области 3 *мг* или около 10% (поступило в организм 29 *мг* стронция).

Основная часть стронция (70—80%), поступившего в организм овец, выделяется через желудочно-кишечный тракт (сумма не всосавшегося и секретируемого кишечной стенкой стронция). В связи с этим желудочно-кишечный тракт следует рассматривать как основной канал выведения пищевого стронция из организма животных. Всосавшийся в организм стронций частично распределяется и откладывается во внутренних органах и тканях, остальная же его часть выделяется стенкой кишечника и почками.

Нашими исследованиями показано, что выведение стронция почками составляет 10—17% от общего количества вводимого стронция, причем установлено, что количество элемента выделяемого почками животных из

Таблица 59

Содержание стронция в органах и тканях овец из районов с различным содержанием стронция во внешней среде (в % на сырое вещество)

Органы и ткани	Сел. Ляккан		Сел. Рават		Калужская обл.	
	среднее	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	среднее	пределы колебаний
Мышцы	0,0008	0,0008—0,0009	0,0004	0,0004—0,0005	0,0002	0,0002—0,0003
Сердце	0,0004	0,0003—0,0005	0,0002	0,0002—0,0003	0,0001	0,0001—0,00015
Легкие	0,0004	0,0003—0,0004	0,0003	0,0003—0,0004	0,0002	0,0001—0,0003
Печень	0,0007	0,0006—0,0009	0,0005	0,0004—0,0006	0,0002	0,0002—0,0003
Почки	0,0027	0,0023—0,0034	0,0011	0,0009—0,0015	0,0002	0,0002—0,0004
Селезенка	0,0004	0,0004—0,0005	0,0003	0,0003—0,0004	0,0002	0,0001—0,0002

районов с повышенным содержанием Sr в среде резко увеличивается. Так, если в суточном количестве мочи животных из контрольного района (Калужская обл.) содержится в среднем 2,7 *мг* стронция, то из района обогащенного стронцием в моче животных его содержится 35 *мг* или в 13 раз больше. Таким образом, у животных районов с повышенным содержанием стронция в среде усиливается выведение стронция почками из организма.

Повышенное содержание стронция в рационе приводит к уменьшению отложения кальция в организме животных. В условиях Калужской обл. с нормальным содержанием стронция в рационе ежесуточно в организме овец откладывается 1,78 *г* кальция или 12,1% от поступившего с кормом. В условиях сел. Ляккан, где рационы животных обогащены стронцием, откладывается за сутки 1,1 *г* кальция, что составляет 10,7% от поступившего.

При даче витамина D животным из стронциевой провинции и контрольного района Рават наблюдается усиление выделения стронция с мочой соответственно на 13 и 25% по сравнению с животными, не получавшими витамина D. У контрольных овец из Калужской обл. выделение стронция с мочой при этом уменьшается на 44%.

В условиях повышенного содержания стронция в среде (с. Ляккан) витамин D не оказывает заметного влияния на отложение кальция в организме овец, в то время как в условиях Калужской обл. наблюдается некоторое увеличение отложения кальция. Проведенные исследования дают основание для предположения, что при высоком содержании стронция в рационе тормозится действие витамина D.

Выявлена различная реакция организма овец из районов с повышенным и нормальным содержанием стронция в среде на дополнительное введение стронция в рацион животных. У овец из района Ляккана при дополнительном введении в рацион 3000 *мг* стронция задерживалось в организме в сутки только 232,4 *мг* и почти полностью удалялся из организма стронций, введенный в виде добавки. Овцы из района сел. Роват задерживали при той же нагрузке 594,9 *мг* стронция в сутки, что составляет только около 20% от введенной добавки. У овец Калужской обл. откладывалось в среднем за сутки до 814 *мг* стронция (27% от дополнительно введенного стронция). Это подтверждается данными сравнительного изучения содержания стронция в золе костей овец, забитых по окончании опыта. Так, если в 100 *г* золы костей овец из обогащенного района при естественном рационе содержалось 0,117 *г* стронция, то после введения в рацион добавочного количества стронция его содержание в золе костей увеличивалось только на 19% и составляло 0,140 *г*,

Содержание стронция в костях овец из района сел. Рават при введении в рацион добавки увеличивалось в 3 раза (от 0,06 до 0,185 *г*), а в Калужской обл.— почти в 8 раз (0,032—0,23 *г*). Очевидно, что в организме овец из районов обогащенных стронцием вырабатывается способность выводить из организма избыток стронция, тогда как овцы из контрольного района Северного Таджикистана и Калужской обл. такой способностью обладают в значительно меньшей степени.

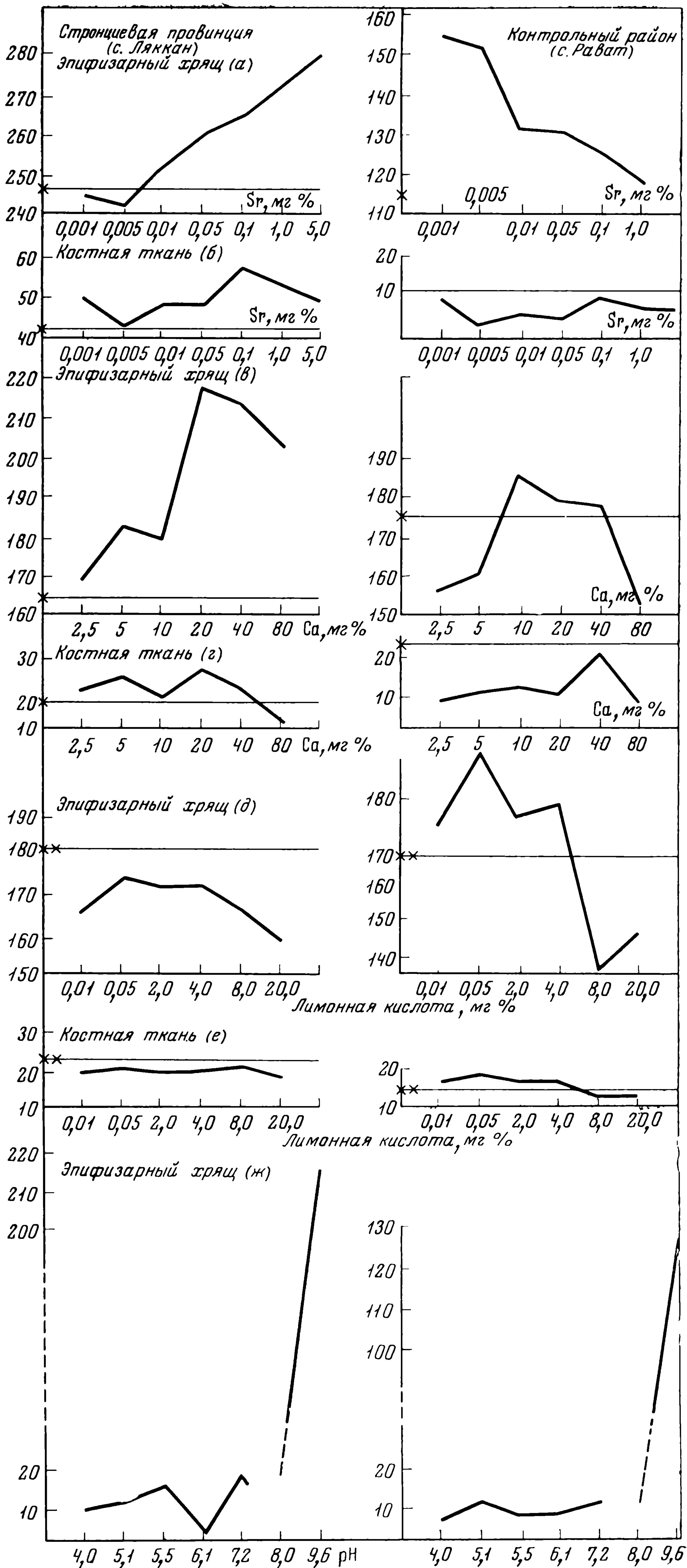
При дополнительном введении стронция в рацион наблюдается уменьшение отложения кальция в организме животных всех подопытных групп. Заметнее всего это проявляется у овец неадаптированных к повышенному содержанию стронция. Так, если при естественном рационе у овец из Калужской обл. ежесуточно откладывается 1,78 *г* кальция, то при дополнительном введении в рацион стронция величина отложения кальция снижается до 1,26 *г*. У животных из района Ляккана, привыкших к высокому содержанию стронция в среде, введенная добавка стронция почти полностью выводится из организма и поэтому в меньшей степени сказывается на балансе кальция. В аналогичных условиях опыта при введении им витамина D баланс кальция в организме овец не изменяется.

В условиях обогащенного (сел. Ляккан) и контрольного (сел. Рават) районов введение витамина D не оказывало заметного влияния на отложение стронция в костях животных, как при естественном рационе, так и при добавках стронция. Однако в условиях нормального содержания стронция в среде (Калужская обл.) витамин D способствовал задержке стронция в организме и накоплению его в костях. Так, у овец, находящихся на естественном рационе, введение витамина D увеличило содержание стронция в костях от 0,032 до 0,053% на золу; у овец, получавших добавку стронция, содержание элемента в костях под влиянием витамина повысилось от 0,23 до 0,26% на золу.

Проведенные исследования обмена стронция в организме овец показали, что в зависимости от содержания его во внешней среде изменяется обмен этого элемента в организме под влиянием адаптивных процессов регуляции.

При обсуждении этих вопросов большое значение приобретает учет индивидуальной пороговой чувствительности организмов к уровню стронция в рационе.

Как известно, геохимическая экология устанавливает связь изменений процессов обмена веществ и жизнедеятельности организмов, органов и тканей с геохимическими факторами внешней среды. При повышенном содержании стронция в почвообразующих породах, почвах и водах этот элемент накапливается в животных организмах и влияет на процесс костеобразования и свойства костной ткани. Для выяснения характера этих влияний стронция необходимо определить те системы обменных процессов и их регуляции, которые связаны с воздействием стронция, поступающего в организм в условиях стронциевых биогеохимических провинций. Но изученность обмена веществ в костной ткани, физиологических механизмов его регуляции и связи с функциональным состоянием эпифизарного хряща еще не достигла того состояния, при котором легко может быть осуществлена поставленная задача — выяснение точек приложения стронция к промежуточным звеньям обменных процессов. Необходимость выяснения, хотя бы частичного, этих вопросов заставляет нас представить на основании литературных данных и наших исследований сложную систему регуляторных процессов и обменных реакций в эпифизарном хряще и образующейся при его участии костной ткани (рис. 90). Было установлено, что свойства фосфатазы эпифизарного хряща в условиях стронциевых провинций характерно изменяются — в большинстве случаев ее активность значительно повышается. Так, в районе сел. Ляккан (стронциевая провинция) активность фосфатазы эпифизарного хряща


Стронциевая провинция
(с. Ляккан)
Эпифизарный хрящ (а)
Контрольный район
(с. Рават)
Sr, мг %
Костная ткань (б)
Эпифизарный хрящ (в)
Ca, мг %
Костная ткань (г)
Эпифизарный хрящ (д)
Лимонная кислота, мг %
Костная ткань (е)
Эпифизарный хрящ (ж)
pH

овец при рН-9,2 достигает в среднем 202 *ед.* Боданского, т. е. на 30% выше активности ее в контрольном районе с. Рават (155 *ед.*); в образующейся кости активность фосфатазы у контрольных животных в среднем 18 *ед.*, а у животных стронциевой провинции — 28 *ед.* (на 55% выше). Для выяснения качественных различий фосфатазы эпифизарных хрящей и кости у животных из различных биогеохимических условий исследовалось в опытах in vitro в гомогенатах тканей влияние на активность фосфатазы стронция, кальция и лимонной кислоты, взятых в различных концентрациях, и величины рН (см. рис. 90). Исследования показали, что активность фосфатазы эпифизарных хрящей животных из стронциевой провинции растет при увеличении в гомогенате концентрации стронция от 0,001 до 5 мг % (при рН=9,2), тогда как у животных из контрольных районов, наоборот, снижается (рис. 90, *а*). Такие глубокие различия свойств фосфатаз эпифизарных хрящей, выявляемые при прибавлении стронция к гомогенатам, указывают на приспосабливаемость ферментов к содержанию стронция в геохимической среде (через пищевые цепи). Активность фосфатазы образующейся кости животных из стронциевой провинции под влиянием стронция, прибавленного к гомогенату в различных концентрациях, при рН = =9,2, во всех случаях выше контрольных значений (без прибавления к гомогенату стронция). Активность фосфатазы эпифизарных хрящей животных стронциевой провинции, в которой, как ранее указывалось, наблюдается высокое содержание кальция, возрастает при увеличении концентрации кальция в гомогенатах от 2,5 до 20 *мг*%, тогда как в контрольных районах она достигает наибольшей величины при содержании в гомогенате 10 *мг*% кальция (см. рис. 90, *в*). Активность фосфатазы образующейся кости при прибавлении к гомогенату кальция для животных стронциевой провинции обычно выше контрольных значений (без прибавления кальция), а у животных из района сел. Рават во всех случаях ниже (рис. 90, *г*). Приведенные графики зависимости активности фосфатазы от содержания в гомогенатах стронция и кальция согласуются с предположением, что свойства ферментов могут определяться привычными для организмов условиями среды. Прибавление лимонной кислоты к гомогенату эпифизарных хрящей и образующейся костной ткани позволяет выявить новое свойство фосфатаз у животных из стронциевой провинции: их активность ниже контрольной активности (определенной без прибавления к гомогенату лимонной кислоты); у животных из района сел. Рават она выше контрольной активности при концентрациях лимонной кислоты от 0,01 до 4,0 *мг*% (см. рис. 90 *д*, *е*).

Это позволяет считать, что лимонная кислота в присутствии повышенных концентраций стронция действует на фосфатазу противоположно стронцию и кальцию, понижая ее активность. В настоящее время еще трудно дать объяснение этому интересному факту. Графики активности фосфатазы в зависимости от величин рН показывают, что активность ее в эпифизарных хрящах (при рН=9,6) выше у животных стронциевых провинций по сравнению с таковыми из контрольного района сел. Рават (рис. 90, *ж*). Проведенные исследования показали, что изменения фосфатазы эпифизарных хрящей и образующейся кости носят закономерный характер — у животных, взятых из провинций, обогащенных стронцием (сел. Ляккан), и из контрольных провинций (сел. Рават), где длительное время действовали определенные геохимические факторы среды. В этих постоянных геохимических условиях у животных выра-

Рис. 90. Активность фосфатазы в гомогенатах эпифизарных хрящей и образующейся костной ткани в зависимости от различных концентраций стронция, кальция, лимонной кислоты и величины рН. По оси ординат указана активность фосфатазы

× — активность фосфатазы в гомогенате без прибавления стронция и кальция при рН=9,2; ×× — то же, но без прибавления лимонной кислоты при рН=9,3

ботались определенные формы связи активности фосфатазы с действием повышенных количеств стронция (сел. Ляккан) и его относительно пониженным содержанием в среде (сел. Рават).

При проведении балансовых опытов и применении кратковременных подкормок животных повышенными количествами стронция и кальция (в течение 16 суток) у животных не вырабатываются устойчивые механизмы регуляции активности и синтеза фосфатазы. Поэтому в этих опытах активность фосфатазы неустойчива, наблюдаются значительные индивидуальные ее колебания.

Эндемии кальциево-стронциевых биогеохимических провинций Таджикистана. Можно предполагать, что повышение активности фосфатазы эпифизарных хрящей и костной ткани у животных из стронциевой провинции под влиянием добавления к гомогенату тканей стронция и понижения ее активности под влиянием цитрата в тех же условиях связано с замедлением эпифизарного роста кости. Возможно, что этого рода явления служат патогенетическими симптомами встречающихся в Таджикистане эндемических хондродистрофий (нами зарегистрировано 34 случая), при которых наблюдаются карликовый рост людей, короткорукость и коротконалость (рис. 91). При дальнейшем обследовании все они оказались принадлежащими к одному роду. Как выяснилось, это случай старой наследственной хондродистрофии. Однако обследование детей раннего возраста позволило зарегистрировать новые случаи хондродистрофии, безусловно возникающие вне рода, пораженного этим заболеванием. Правда, пораженные хондродистрофией дети раннего возраста по разным причинам не могли быть обследованы нами длительные сроки, что делает очень трудным исследование хондродистрофий в стронциевой провинции Таджикистана.

Ранее нами было показано в опытах на крысах, что подкормка их солями стронция замедляет рост кости в длину, вследствии чего метка с помощью Ca^{45} ростовой костной пластинки, образующейся под эпифизарным хрящем, медленнее отодвигается от эпифизарного хряща, чем в опытах, когда подкормка стронцием не применялась (Ковальский, Самарина, 1960).

Антропологические исследования, проведенные Т. И. Алексеевой

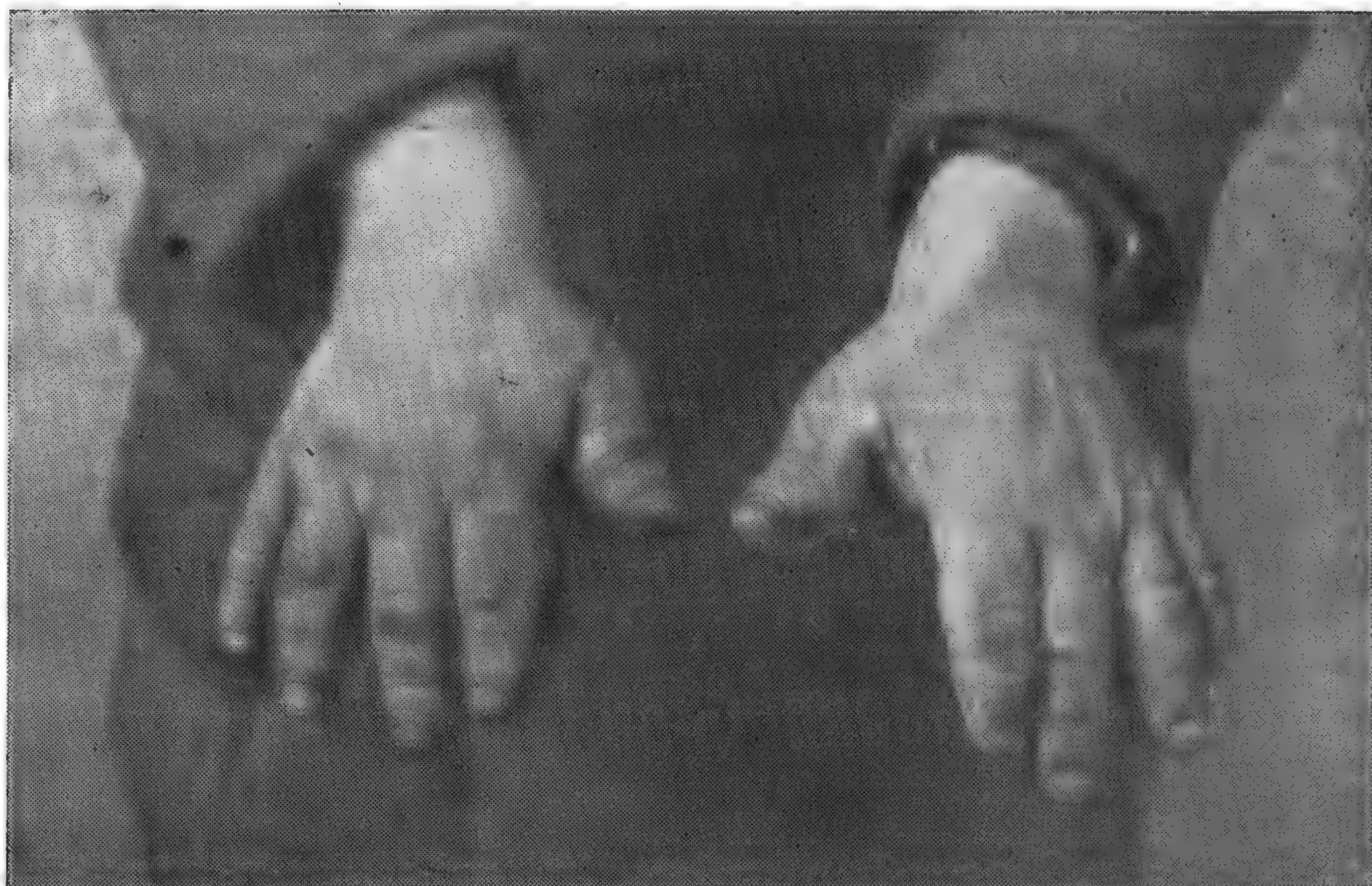


Рис. 91. Проявление эндемической хондродистрофии — относительная укороченность концевых и средних фаланг кисти рук

(1964), показали, что у здоровых людей (119 мужчин и 101 женщина в возрасте от 20 до 50 лет) в биогеохимической стронциевой провинции (сел. Чорку) не наблюдается выраженной коротконалости, однако изучение рентгенограмм кисти руки показало уменьшение длины лучей и относительную укороченность концевых и средних фаланг. Является ли это свидетельством относительной короткопалости, обусловленной задержкой роста костей под влиянием стронция, на основании проведенных исследований, окончательно сказать еще нельзя. Но в связи с изложенными соображениями о возможном замедлении роста костей в длину и распространении у человека в стронциевых провинциях полиартритов невыясненного происхождения, а у животных — поражения суставов (у 10—12% поголовья) дальнейшее изучение этих вопросов может представить значительный теоретический интерес и имеет несомненное значение для географической патологии и практической краевой медицины.

В условиях стронциевых провинций встречаются часто эндемические переломы конечностей у овец (3—4%, в некоторых случаях до 10%) и других животных. Необходимо изучить этиологическую роль стронциевого фактора в костных переломах, так как в условиях стронциевой провинции (сел. Ляккан) содержание стронция в золе костей может достигать 0,140% (в среднем оно равно 0,130%), в других районах провинции оно колеблется от 0,050 до 0,090%. Е. И. Слесарева (1961) показала, что при содержании в золе костей стронция 0,132% значительно уменьшается прочность костей на излом и на давление, а при содержании стронция 0,057% — частично.

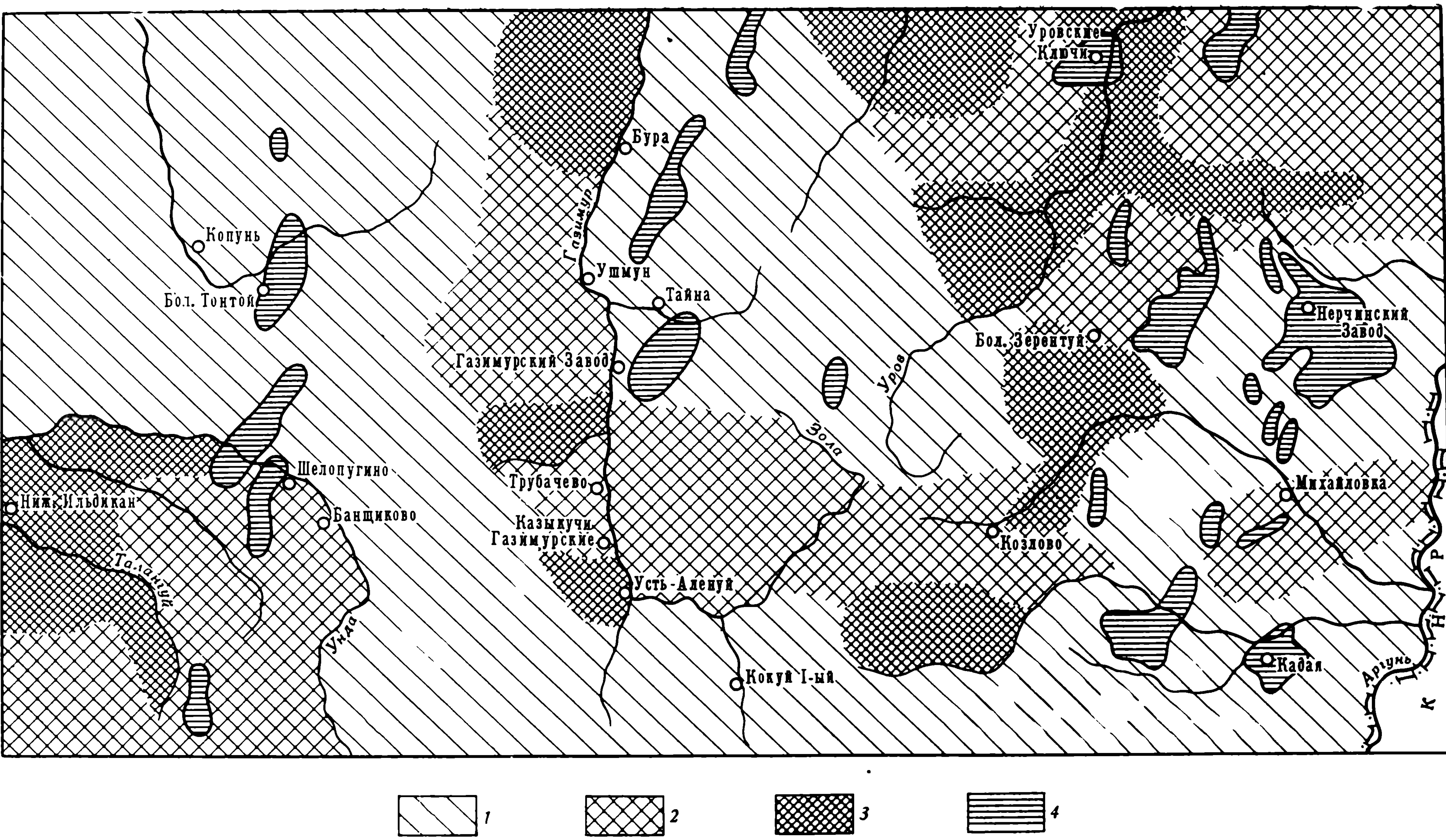
В условиях стронциевых провинций Таджикистана у детей распространено заболевание витамин-D-резистентной формой рахита, при котором витамин D, вводимый в течение 15 суток в дозе 40 тыс. *м. е.*, не увеличивает выделение лимонной кислоты с мочой. Должны быть проведены дифференциально-диагностические исследования этой формы рахита, так как в его возникновении возможно участие стронция.

Таким образом, установленное нами высокое содержание стронция и кальция в звеньях биогеохимической пищевой цепи и наличие реакций организмов на эти факторы среды позволяет считать изученные районы Северного и Южного Таджикистана кальциево-стронциевыми биогеохимическими провинциями. Изучение геохимической экологии организмов показало значительную внутрипопуляционную изменчивость некоторых видов растений, их морфологические изменения, наличие определенных закономерностей в изменении обмена веществ животных, вызываемых повышенным содержанием в среде стронция и кальция.

Уровские биогеохимические провинции

В уровских биогеохимических провинциях среди людей и животных распространена болезнь, названная уровской по имени р. Уров (Восточное Забайкалье), в бассейне которой в 1849 г. впервые были обнаружены И. М. Юренским очаги этой болезни. Уровская болезнь (болезнь Кашина-Бека) распространена в восточной части Читинской области (Нерчинско-Заводской, Газимуро-Заводской, Калганский, Александро-Заводской, Шахтаминский, Балейский, Сретенский и Усть-Карский районы), в районах среднего течения р. Зеи Амурской области (Зейский район) (рис. 92, 93). Известна она в Северном Китае и КНДР. Спорадические случаи встречаются и в других областях СССР (Якутия, Бурятия) и описаны в Японии, Швеции, Голландии и МНР (Кравченко, 1961, 1965).

Уровская болезнь поражает весь организм. Наиболее типичны при ней расстройства жизнедеятельности ростовых эпифизарных и суставных хрящей. Но в основе заболевания лежит поражение нервно-трофических функций. Л. В. Кравченко (1961), резюмируя исследования



1 — территории, где отсутствует уровская болезнь (или с поражением <1%),
2—3 — места распространения уровской болезни (2 — менее пораженные места, 3 — более пораженные места),
4 — выходы известняков

Рис. 92. Распространение уровской болезни в Читинской обл. (по Хоботьеву, 1962)

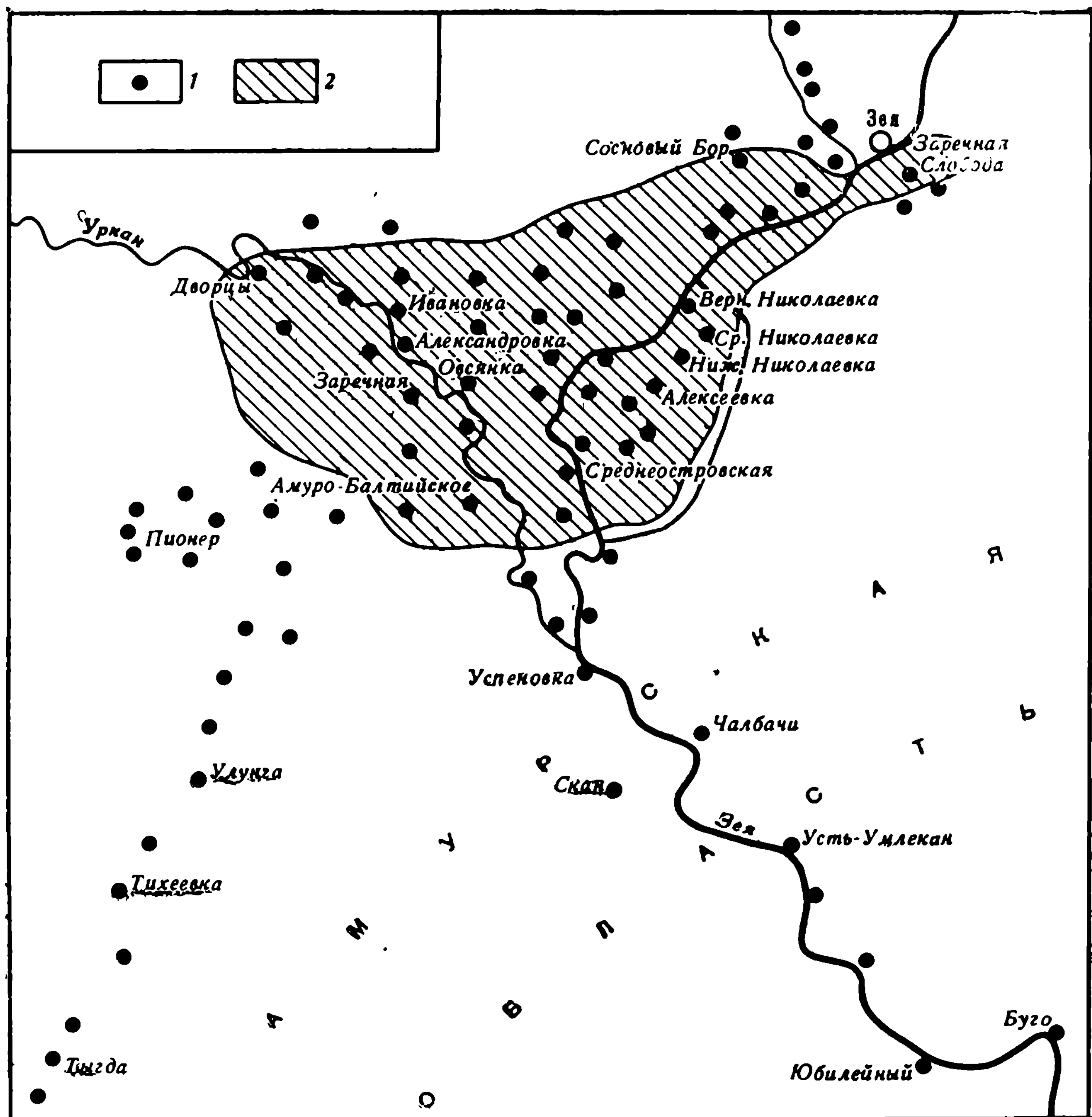


Рис. 93. Распространение уровской болезни в Амурской области.

1 — **места работы экспедиции Биогеохимической лаборатории АН СССР,** *2* — **район распространения уровской болезни**

Н. И. Топоркова, Н. И. Федорова, А. А. Подшивалова и свои, указывает, что дистрофические процессы при уровской болезни развиваются в костносуставной системе и в различных органах, в основном, в период роста и формирования организма.

У человека и животных наблюдаются: поражение суставов, ограничение их подвижности, истончание, рассасывание и изъязвление суставных хрящей, нарушение роста и деформация костей; заболевают уровской болезнью телята, ягнята, лошади, свиньи и домашняя птица, которая дает обычно яркие картины развития хондродистрофий (даже в пойменных условиях центральной нечерноземной зоны). У человека в тяжелых случаях наблюдается истончание, разволокнение суставного хряща, образуются очаги обнаженной кости, иногда с пришлифовкой суставных поверхностей костей. Хрящ может полностью отслаиваться от кости. Кость претерпевает деструктивные изменения, разрастается по краям суставной поверхности, иногда образуются свободные внутрисуставные тела. Изменения в суставах соответствуют своеобразному симметричному деформирующему остеоартрозу (рис. 94). Основными симптомами болезни являются короткопалость, уплотнение и деформация межфаланговых суставов (рис. 95), поражение поясничных позвонков, атрофия мышц, ограничение подвижности. Короткопалость наблюдается у 31% больных (в возрасте старше 25 лет).

В Читинской области у сельскохозяйственных животных часто встречаются переломы костей. Наблюдались переломы ребер у детеныша косули и взрослой лисицы.

Эндемические заболевания сельскохозяйственных животных и домашней птицы в уровских биогеохимических провинциях наносят значитель-

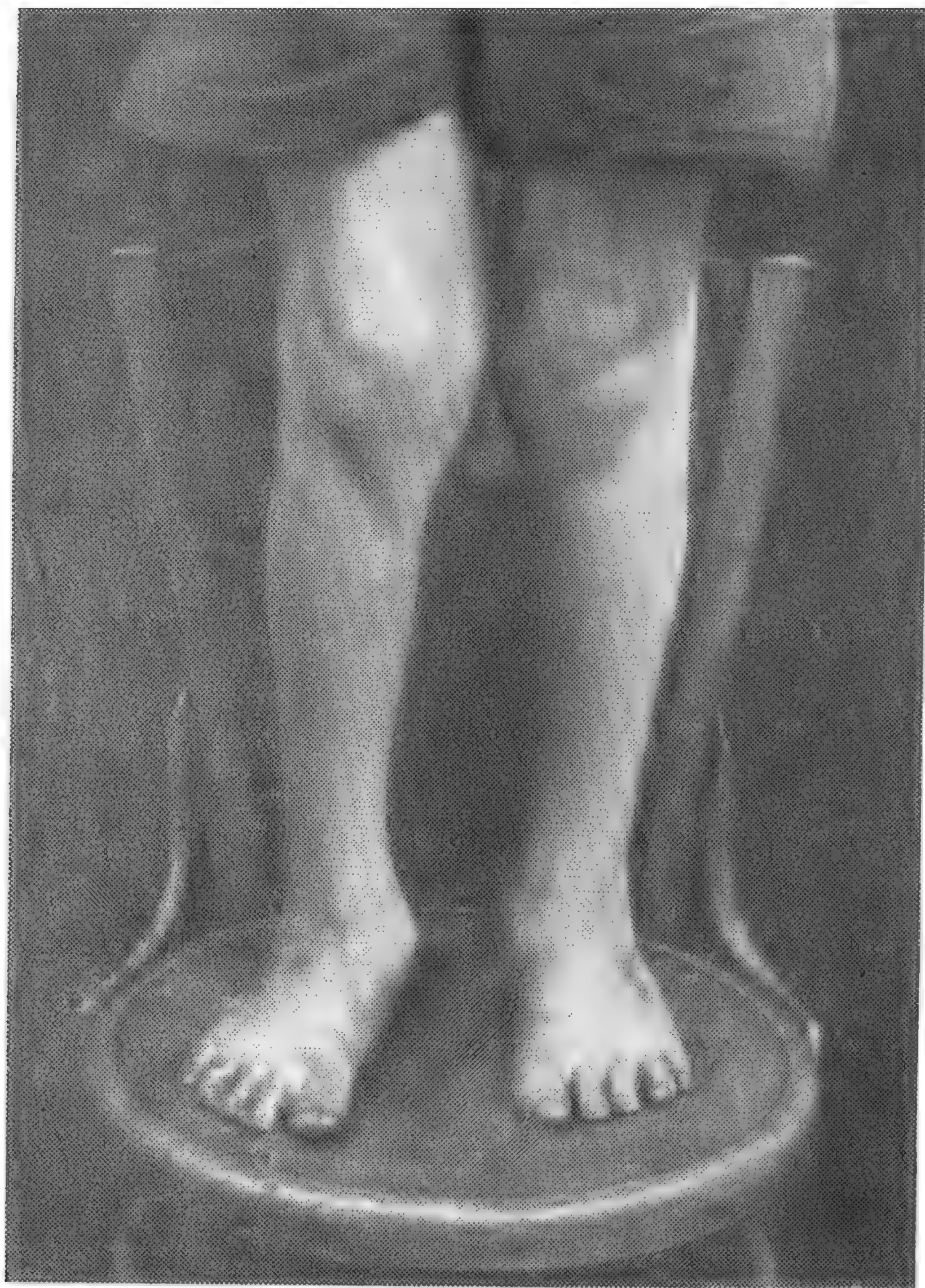


Рис. 94. Уровская болезнь. Симметричный деформирующий остеоартроз. Мальчик 15 лет. Зейский р-н Амурской обл.

ный ущерб народному хозяйству. В некоторых районах этих провинций в Амурской области воспроизводство животных затруднено (крупный рогатый скот, свиньи) и даже невозможно (лошади, овцы).

Лошади завозились из Забайкалья или Монголии. Жеребята, рожденные в Зейском районе, были нежизнеспособными. Отход молодняка крупного рогатого скота, ягнят, поросят, а также цыплят достигал в некоторые годы 70—90%. Гуси и утки не выживали, поэтому их здесь не разводили (Самарина, 1960). Продуктивность очень низкая, животные часто недоразвиты, имеют карликовый рост (рис. 96).

Уровские биогеохимические провинции Читинской и Амурской областей геоморфологически представляют собой горно-таежную местность с многочисленными логами и падями, вдоль рек здесь наблюдаются выходы гранитов, базальтов, песчаников, глинистых сланцев. В них отношение кальция к стронцию и бария к стронцию является более низким, по сравнению с контрольными районами, где уровская болезнь не встречается (например, для гранитов и сланцев отношение Ca/Sr соответственно равно 8,7 и 9,3; 78 и 56; Ca/Ba — 8,8 и 7,0; 26 и 31).

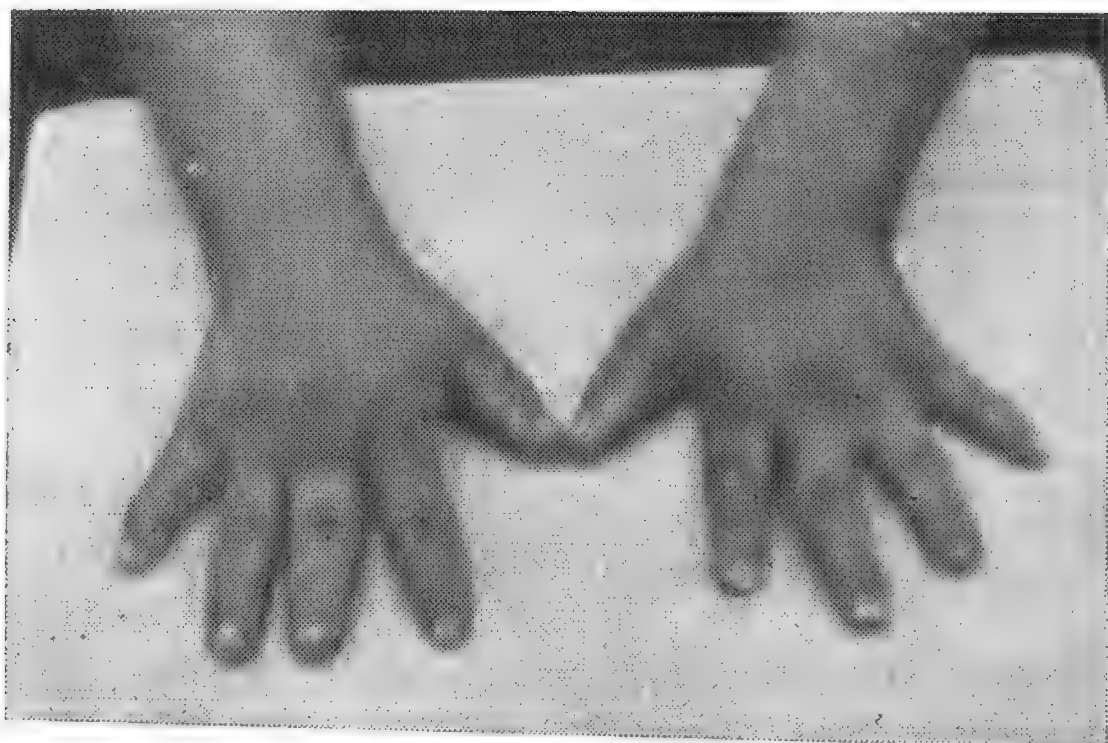


Рис. 95. Уровская болезнь. Коротконалость, уплотнение и деформация межфаланговых суставов. Девочка 14 лет. Зейский р-н Амурской обл.



Рис. 96. Недоразвитый низкорослый бычок больной эндемической уровской болезнью (на переднем плане) и здоровый нормально развитый бычок (того же возраста) из уровской эндемической провинции. Зейский р-н Амурской обл.

Выходы известняков характерны для мест, где обычно редко развивается уровская эндемия. В районах распространения эндемии наблюдаются почвы дерново-подзолистые, песчаные и супесчаные, лугово-болотные, образующиеся на перемытом и переотложенном песчаном аллювии или делювии. Эндемические районы расположены в зоне вечной мерзлоты. Этими условиями определяется характер миграции и содержания химических элементов в почвах и природных водах (табл. 60).

Почвы уровской биогеохимической провинции бедны кальцием по сравнению с соседними здоровыми районами в 2 раза, а по сравнению с черноземами — в 21 раз. Особенно интересные различия обнаруживаются

Таблица 60

Сравнительное содержание химических элементов в почвах (средние), в %

Химический элемент	Амурская обл.		Центральные нечерноземные области	Черноземы
	уровская биогеохимическая провинция	здоровые районы		
Ca	$2 \cdot 10^{-1}$	$4{,}3 \cdot 10^{-1}$	$4{,}7 \cdot 10^{-1}$	4,36
Na	$1{,}6 \cdot 10^{-2}$	$3 \cdot 10^{-2}$	—	$6 \cdot 10^{-1}$
Sr	$6{,}2 \cdot 10^{-2}$	$4{,}3 \cdot 10^{-2}$	$9 \cdot 10^{-3}$	$3{,}8 \cdot 10^{-2}$
Ba	$1{,}84 \cdot 10^{-1}$	$6{,}5 \cdot 10^{-2}$	$6 \cdot 10^{-2}$	$4 \cdot 10^{-2}$
Cu	$1 \cdot 10^{-3}$	$5{,}4 \cdot 10^{-4}$	$6{,}2 \cdot 10^{-4}$	$1{,}7 \cdot 10^{-3}$
Co	$2{,}44 \cdot 10^{-4}$	$2{,}8 \cdot 10^{-4}$	$3 \cdot 10^{-4}$	$1 \cdot 10^{-3}$
J	$7{,}5 \cdot 10^{-5}$	$1{,}3 \cdot 10^{-4}$	$2{,}5 \cdot 10^{-4}$	$5 \cdot 10^{-4}$
Sr/Ca	0,31	0,1	0,02	0,009
Ba/Ca	0,9	0,15	0,13	0,0092
Na/Co	0,075	0,07		0,14
Co/Cu	0,24	0,52	0,48	0,59
J/Co	0,31	0,45	0,83	0,5

в содержании в них стронция и бария (Ковальский, 1958; Самарина, 1960): в «уровских» почвах стронция на 30% (т. е. в 7 раз) больше, чем в дерново-подзолистых почвах центральной нечерноземной зоны и в 3—4 раза больше, чем в верхних горизонтах черноземных почв; бария — в 2,8 раза больше, чем в соседних «здоровых» и в 4,6 раза, чем в черноземах. Отношение стронция и бария к кальцию в почвах уровской провинции выше, чем в других, особенно по сравнению с черноземами (отношение Sr/Ca выше в 36 раз, Ba/Ca — почти в 100 раз). Исследования Хоботьева (1960, 1962) подтверждают эти закономерности.

В «уровских» почвах смещены отношения не только между кальцием, стронцием и барием, но и между многими другими химическими элементами. В них содержится относительно мало натрия, кобальта, йода. Содержание титана и галлия повышено: первого на 70%, второго — на 41% по сравнению с почвами соседних районов, где не встречаются уровские заболевания. Эти факты еще не получили объяснения.

В водах уровской биогеохимической провинции в Читинской обл. содержится мало кальция: в районах распространения уровской эндемии, в среднем, $1{,}89 \cdot 10^{-3}\%$, а в «здоровых» местных водах и из различных рек СССР, в среднем — $4{,}36 \cdot 10^{-3}\%$ (Виноградов, 1949). Результаты этих анализов были впоследствии подтверждены и Хоботьевым (1960). В Амурской обл., согласно материалам нашей экспедиции (А. А. Самарина), в колодезных питьевых водах, используемых семьями, болеющими уровской болезнью, содержится в среднем несколько меньше кальция ($1{,}8 \cdot 10^{-3}\%$) и значительно больше стронция ($5{,}5 \cdot 10^{-5}\%$), чем в колодезных водах, используемых здоровыми семьями, соответственно — $2{,}3 \cdot 10^{-3}\%$ и $1 \cdot 10^{-5}\%$. Это отражает соотношение указанных элементов в почвах. Отношение Ca/Sr в «больных» питьевых водах (равно 33) в 7 раз меньше, чем в «здоровых» (равно 230). Такие же закономерности повторяются для отношения кальция к стронцию в водах, используемых в качестве питьевых для сельскохозяйственных животных. В «больных» водах отношение Ca/Sr равно 110, а в «здоровых» — 358. Кроме этих различий, «больные» воды уровской биогеохимической провинции богаче барием, хромом и марганцем по сравнению с водами соседних районов.

Исследования показали, что в сене и пастбищных травах уровских районов соотношение содержания кальция к стронцию и барию нарушено в почвах и питьевых водах. Например, в «больных» районах отношение Ca/Sr равно около 80, а «здоровых» — около 160, т. е. в два раза выше, в основном, за счет уменьшения содержания стронция. На пастбищах, где скот страдает уровской болезнью, растения содержат повышенное количество марганца и пониженное меди, кобальта и йода. По данным А. П. Виноградова (1949) содержание CaO в золе сена (с учетом различных стран) сильно различается, что соответствует биологическим реакциям животных; при содержании 0,52% CaO у животных наблюдаются остеопорозы, 0,56% — уровская болезнь (Забайкалье), 1,20% — животные остаются здоровыми.

Большой интерес и подтверждение различий состава сена в уровских провинциях и контрольных районах представляют исследования В. Г. Хоботьева (1960) (табл. 61).

Подобные различия получены В. Г. Хоботьевым для ряда пищевых продуктов (табл. 62—64).

Анализ рыб, идущих в пищу населению в уровской провинции (табл. 65), показывает повышенное содержание стронция по сравнению с такими же видами рыб, но обитающими в водоемах, находящихся в «здоровой зоне».

Во всех случаях наблюдаются характерные особенности по содержанию кальция и стронция в пищевых продуктах уровских провинций и контрольных районов. В уровских провинциях содержание кальция

Таблица 61

Среднее содержание кальция, стронция и бария в сене уровской провинции и контрольных районах (%, сухое вещество)

Место взятия (деревня)	Степень поражения уровской болезнью	Ca	Sr	Ba	Отношение Ca/Sr
Корабль	+++[1]	0,052	0,0010	0,0001	52,1
Догье	+++	0,025	0,0014	0,0004	16,3
Елгино	+++	0,004	0,0017	0,0005	24,1
Часовая	—	0,085	0,0001	0,0005	85,0
Ямкун	—	0,060	0,0007	0,0001	85,6

[1] Здесь и далее количеством крестиков обозначено: + — слабая степень поражения уровской болезнью, ++ — средняя, +++ — сильная.

Таблица 62

Среднее содержание кальция и стронция в картофеле уровской провинции и контрольного района (%, сухое вещество)

Место взятия проб (деревня)	Степень поражения	Ca	Sr	Отношение Ca/Sr
Н. Николаевка	+++	0,004	0,0018	2,4
Алексеевка	+++	0,004	0,0011	4,0
Среднее по эндемическим районам	+++	0,008	0,0015	5,3
Гулик	—	0,016	0,0002	31
Овсянка	—	0,015	0,0001	153
Арби	—	0,017	0,0002	87

уменьшено, стронция — увеличено, отношение Ca/Sr является более низким. Эти различия иногда достигают значительной величины.

Однако В. С. Малинина (1949), работавшая в Читинской обл., не обнаружила заметных различий по содержанию кальция в зернах пшеницы, ржи, пшеничной муке, картофеле и других продуктах в условиях уровской провинции и контрольного района. Но ей удалось показать, что в уровской провинции при содержании кальция в пищевых продуктах приблизительно на одном уровне с контрольными районами увеличивается суточное потребление фосфора, что приводит к повышению в суточном рационе отношения P/Ca до 2,6—5,5, тогда как в норме оно должно быть 1,5—2,0.

Исследование суточных рационов человека показало, что в уровской провинции в них содержится в среднем меньше кальция (0,448 *г* и 0,46 *г*) и больше стронция (0,0028 и 0,0039 *г*), чем в контрольном районе (соответственно 0,645 и 0,0016 *г*). При этом в условиях уровской провинции человек может иметь отрицательный суточный баланс кальция и положительный — стронция. Накопление в организме стронция изменяет минеральный обмен в костной ткани (табл. 66). При этом выяснилось, что кости животных и человека в эндемическом районе значительно обогащаются стронцием (Хоботьев, 1962). Подобные результаты ранее были получены И. А. Самариной (1960), показавшей, что в золе костей «уровского» теленка содержание стронция может быть в 9 раз больше, а отношение Ca/Sr почти в 10 раз меньше, чем у здорового. Ею установлено, что в бедренных костях кролика при подкормке кроликов угле-

Таблица 63

Среднее содержание кальция, стронция и бария в пшенице уровской провинции и контрольного района (%, сухое вещество)

Место взятия проб	Степень поражения	Ca	Sr	Ba	Отношение Ca/Sr
Читинская обл.					
Шелопугино	+	0,030	0,0040	0,0009	7,5
Догье	+++	0,027	0,0041	0,0008	6,5
Корабль	+++	0,038	0,0032	0,0001	12
Калдога	—	0,048	0,0011	0,00008	44
Джалинда	—	0,035	0.0009	0,00008	39
Амурская обл.					
Дворцы	+++	0,019	0,0040	0,0001	5
Ивановка	+++	0,023	0,0090	0,0001	26
Овсянка	—	0,105	0,0012	0,0001	88
г. Гилюй	–	0,044	0,0020	0,0002	22

Таблица 64

Среднее содержание кальция и стронция в куриных яйцах (% на сухое вещество)

Место взятия проб (деревня)	Степень поражения	Ca	Sr	Отношение Ca/Sr
Овсянка	—	0,827	0,0115	160
Ивановка	+++	0,977	0,0766	26
Н. Николаевка	+++	1,211	0,1456	8

Таблица 65

Среднее содержание кальция, стронция и бария в рыбах (%, сухое вещество)

Виды рыб и место взятия проб	Степень поражения	Ca	Sr	Ba	Отношение Ca/Sr
Карпы, Cyprinus carpio — пруды районов эндемии	+++	0,948	0,0570	0,0009	17
Карпы, Cyprinus carpio — пруды в здоровых районах	—	1,880	0,0012	0,0003	1566
Щука, Esox lucius — пруды в эндемических районах	+++	1,214	0,0900	0,0004	13
Щука, Esox lucius — пруды в здоровых районах	—	1,850	0,0022	0,0003	840

кислым стронцием накапливается фосфор (в эксперименте с введением изотопа Р-32). Такое моделирование дает результаты, наблюдавшиеся в уровских провинциях на костях животных разных видов. Все эти условия могут нарушать развитие эпифизарного хряща и костей у животных и человека, находящихся в уровских эндемических очагах. Путем введения в организм кроликов Са-45 на фоне повышенного содержания в рационе стронция был воспроизведен один очень важный симптом уровской болезни — замедление роста длинной кости, о чем можно было объективно су-

дить по полученной линии первичного эпифизарного отложения Са-45 на радиоавтографе шлифа кости (Ковальский, Самарина, 1960).

Моделирование уровской болезни со всеми ее симптомами получено не было, но отдельные симптомы были воспроизведены. Очевидно опыты моделирования необходимо продолжать длительные сроки.

Приведенные данные позволяют считать, что несбалансированность в питьевых водах и кормах (уровская биогеохимическая провинция) ряда химических элементов, особенно кальция, стронция и бария, зависит от несбалансированного содержания их в почвах, и, следовательно, от процессов почвообразования и действия геохимических причин. Химические изменения среды оказали влияние на обмен веществ, в результате больше всего реагирует костная ткань животных, для которой особое значение имеет обмен кальция, фосфора и стронция.

Таблица 66

Среднее содержание кальция, стронция, бария и их соотношение в бедренных костях животных и человека уровской биогеохимической провинции и в контрольной зоне Восточного Забайкалья (% на сухое вещество)

Проба	Биогеохимическая уровская провинция					Контрольная зона				
	Ca	стронций $n \cdot 10^{-1}$	барий $n \cdot 10^{-2}$	отношение Ca/Sr	отношение Ca/Ba	кальций	стронций $n \cdot 10^{-2}$	барий $n \cdot 10^{-3}$	отношение Ca/Sr	отношение Ca/Ba
Кости курицы	13,2	1,0	1,1	132	1200	13,9	2,3	3,0	604	4633
Кости телят	36,5	1,1	1,7	331	2148	37,3	4,9	$1{,}3 \cdot 10^{-2}$	762	2871
Кости свиней	27,5	1,2	1,6	229	1976	28,3	9,1	9,1	835	3157
Кости человека	25,5	1,2	1,0	212	2550	27,1	2,1	6,5	1294	3531

На основании биогеохимических исследований можно с определенной вероятностью считать, что распространение уровской болезни совпадает с недостатком в почве, кормах, воде кальция, с избытком стронция, бария. Недостаток кобальта, меди и йода и изменения в содержании других элементов наблюдаются как в эндемических районах, так и «здоровых». Теперь ясно, что в этиологии уровской болезни играет определенную роль нарушение функции ростового хряща, очевидно, вследствие нарушения минерального обмена в организме животных. Это приводит к неправильному образованию костной ткани, деформации эпифизных частей длинных костей, к изменениям суставных хрящей, т. е. поражениями костно-суставной системы, которые характерны для уровской болезни. Биогеохимическая теория этиологии уровской болезни (впервые сформулированная А. П. Виноградовым, выдвигавшим на первое место кальциевый фактор), получила дальнейшее развитие. Приведенные нами данные еще не открывают полного понимания причин возникновения уровской болезни, но указывает пути дальнейшего их изучения. Это, прежде всего, сравнительные биогеохимические исследования почв, вод и растений (кормов, растительных пищевых продуктов) в различных эндемических уровских районах (Читинская и Амурская области, Северный Китай и КНДР), а также в провинциях, бедных кальцием и богатых стронцием и барием, где встречаются костно-суставные заболевания. В таких районах, кроме биогеохимических, необходимо провести морфологические, биохимические и гистохимические исследования хрящей и процесса формирования костного вещества.

Причиной уровской болезни может оказаться не избыток или недостаток какого-либо одного элемента, например, кальция, кремния или

стронция, но и смещение уравновешенности многих химических элементов. Такое предположение основывается на известных связях нарушений минерального обмена с рядом признаков, характеризующих уровскую болезнь. Шаткость походки, хруст в суставах, ломкость костей и остеопороз, недоразвитие рогов, выпадение зубов, снижение плодовитости и молочной продуктивности у сельскохозяйственных животных может обусловливаться недостатком в пище кальция и фосфора, избытком стронция, недоразвитость может быть вызвана недостатком йода, кальция и фосфора, избытком стронция, плохой шерстный покров — недостатком йода и меди, истощение и малокровие — недостаточностью кобальта и меди. Рахит и ломкость костей могут объясняться недостатком кальция и фосфора, избытком стронция, недостатком меди и повышенным количеством молибдена при нормальном содержании в кормах фосфора.

Проблема уровской болезни не теряет в наше время актуальности. В эндемических районах довольно высок процент больных этой болезнью (Кравченко, 1961, 1965). Вопросы теории эндемии и практические задачи необходимо изучать с применением различных методов, в том числе и биогеохимических.

Причины уровской болезни полностью не выяснены, но можно считать, что возникновение ее связано с нарушением минерального питания. Предупреждают заболевания сельскохозяйственных животных минеральными подкормками, богатыми кальцием, а также различными микроэлементами (костяная мука, мел, древесная зола). В этом убеждают опыты, поставленные К. П. Чепуровым, А. В. Черкасовой и др. (1955) в Амурской обл.

Можно предполагать, что предупреждение возникновения уровской болезни у человека может быть достигнуто улучшением общего и минерального питания в период беременности и в раннем детском возрасте, когда растущий организм особенно нуждается в минеральных веществах. Профилактика уровской болезни в определенных биогеохимических провинциях неизбежно станет проблемой гигиены питания человека и животных в молодом возрасте.

Глава 15

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В СУБРЕГИОНАХ БИОСФЕРЫ С ПОВЫШЕННЫМ СОДЕРЖАНИЕМ В СРЕДЕ МОЛИБДЕНА

Для выяснения роли молибдена в геохимической экологии организмов нами были исследованы три района Армении: Анкаван, Каджаран и Дастакерт, в различной степени обогащенные молибденом и медью (Ковальский, Яровая, 1966). Они расположены в высокогорных районах, орографический облик которых отличается сложностью. Анкаванская биогеохимическая провинция находится в центральной части Армении, где основным структурным элементов является северное крыло Мисхано-Арзаканской антиклинали; Каджаранская и Дастакертская провинции располагаются в юго-восточной части Армении. По генетическому типу слагающих их пород два последние района очень сходны между собой и являются частью обширной Зангезурской металлогенической провинции.

Из литературных данных известно, что у животных, питающихся растениями, накапливающими значительные количества молибдена (до ты-

сячных долей процента и выше на сухое вещество), развивается специфическое заболевание, которое можно рассматривать как хронический молибденовый токсикоз. Это заболевание, названное молибденозисом, характеризуется крайне сильной диарреей, потерей веса, изменением цвета и погрубением шерсти с последующим ее выпаданием. Молибденозис у овец и крупного рогатого скота наблюдается в Англии (Lewis, 1943; Ferguson, Lewis, Watson, 1943), США (Britton, Gess, 1946, Davis, 1950), Канаде (Gunningham, Broun, Edic, 1953), Новой Зеландии (Allcroft, 1946; Cunningham, 1954), Швеции (Hallgren, Karlsson, Weamby, 1954). В 1953 г. была выяснена физиологическая функция, выполняемая молибденом в животном организме, было показано, что молибден является структурным компонентом ксантиноксидазы (De Renzo et al., 1953; Totter et. al., 1953; Green, Weinert, 1953; Richert, Westerfeld, 1953) — фермента, катализирующего образование мочевой кислоты в животном организме. Это позволило поставить вопрос об изменении пуринового обмена у животных и человека в естественных условиях среды с повышенным содержанием молибдена. Спутником молибдена является медь, влияющая на его обмен, в некоторых случаях обнаруженная в составе ксантиноксидазы (см. главу 9).

Горные породы, слагающие исследованные нами районы, обогащены молибденом. Известно, что из зоны окисления материнской породы молибден мигрирует в почвенные горизонты, образуя ореолы рассеяния и обогащая собою почвы, воды, растения и животные организмы.

Анкаванская провинция (табл. 67). Молибден и медь в почвах провинции. По Виноградову (1957), содержание молибдена в почвах Советского Союза и некоторых других стран составляет в среднем $2{,}6 \cdot 10^{-4}\%$. Эта величина совпадает с нашими расчетами, произведенными позже — $2{,}7 \cdot 10^{-4}\%$. В почвах изучаемой биогеохимической провинции содержание молибдена в 10—100 раз превышает указанную величину.

В почвах провинции молибден часто преобладает над медью (отношение Mo : Cu = 1,4 : 1), а на участках с высокой концентрацией молибдена величина этого отношения возрастает более 3. Это обстоятельство существенно отличает Анкаванскую провинцию от соседних районов, находящихся за пределами провинции, от других молибденовых провинций Армении и от черноземной зоны, где медь преобладает над молибденом.

Заметные колебания количества молибдена в отдельных точках почвенного покрова можно объяснить неравномерным обогащением молибденом подстилающих пород и неодинаковым развитием процессов окисления в различных породах, а также особенностями почвенных условий, влияющих на миграционную способность молибдена. В почвах, расположенных вне провинции, колебания в содержании молибдена незначительны в связи с более равномерным его распределением в породе и могут быть отнесены лишь за счет почвенных условий и рельефа.

В районе Анкавана почвы, сформированные над породами, обогащенными молибденом, содержат большое количество этого элемента. Ореол рассеяния молибдена от рудной залежи в условиях изучаемой провинции невелик (10—50 *м*) и зависит от крутизны склонов и других особенностей рельефа. Максимум содержания молибдена, как правило, несколько смещен вниз по склону в результате осыпания почвы и переноса почвенных частиц и растворенных соединений молибдена с потоками воды.

Молибден и медь в природных водах провинции. Воды исследуемой провинции содержат на порядок больше молибдена, чем воды контрольных районов и значительно обогащены этим элементом по сравнению со средним его содержанием в поверхностных водах. Величина последнего, согласно данным Курода и Санделла (Kuroda, Sandell, 1954), не превышает $1 \cdot 10^{-7}\%$.

Таблица 67

Среднее содержание молибдена и меди в почвах (194 пробы) молибденовых биогеохимических провинций, % к сухому веществу[1]

Район	Тип почвы	Обогащенная провинция			Контрольный район		
		Mo	Cu	Отношение Mo : Cu	Mo	Cu	Отношение Mo:Cu
Анвакан	Горно-луговые	$7{,}9\cdot10^{-3}$ $(9{,}7\cdot10^{-4}—1{,}5\cdot10^{-2})$	$4{,}9\cdot10^{-3}$ $(1{,}3\cdot10^{-3}—1{,}1\cdot10^{-2})$	1,6 : 1	$3{,}6\cdot10^{-4}$ $(9{,}5\cdot10^{-5}—5{,}6\cdot10^{-4})$	$3{,}1\cdot10^{-3}$ $(1{,}9\cdot10^{-3}—5{,}4\cdot10^{-3})$	1 : 8,6
	Бурые горно-лесные	$5{,}5\cdot10^{-3}$ $(8{,}6\cdot10^{-4}—8{,}8\cdot10^{-3})$	$5{,}4\cdot10^{-3}$ $(1{,}6\cdot10^{-3}—1{,}2\cdot10^{-2})$	1 : 1	$2{,}2\cdot10^{-4}$ $(9{,}8\cdot10^{-5}—3{,}3\cdot10^{-4})$	$3{,}9\cdot10^{-3}$ $(2{,}1\cdot10^{-3}—5{,}5\cdot10^{-3})$	1 : 17,7 —
	Заболоченные	$6{,}3\cdot10^{-3}$ $(2{,}4\cdot10^{-3}—1{,}0\cdot10^{-2})$	$4{,}4\cdot10^{-3}$ $(2{,}0\cdot10^{-3}—6{,}5\cdot10^{-3})$	1,4 : 1	— $(1{,}2\cdot10^{-4}—4{,}6\cdot10^{-4})$	— $(1{,}7\cdot10^{-3}—4{,}5\cdot10^{-3})$	—
	Средние для провинции	$6{,}9\cdot10^{-3}$	$5{,}0\cdot10^{-3}$	1,4 : 1	$3{,}1\cdot10^{-4}$	$3{,}4\cdot10^{-3}$	1 : 11,0
Каджаран	Каштановые	$9{,}8\cdot10^{-3}$ $(4{,}4\cdot10^{-3}—1{,}7\cdot10^{-2})$	$9{,}1\cdot10^{-2}$ $(7{,}2\cdot10^{-2}—1{,}3\cdot10^{-1})$	1 : 9,3	$4{,}5\cdot10^{-4}$ $(1{,}9\cdot10^{-4}—9{,}7\cdot10^{-4})$	$4{,}8\cdot10^{-3}$ $(1{,}8\cdot10^{-3}—6{,}9\cdot10^{-3})$	1 : 10,7
	Серые горно-лесные	$1{,}2\cdot10^{-2}$ $(3{,}6\cdot10^{-3}—2{,}0\cdot10^{-2})$	$1{,}5\cdot10^{-1}$ $(6{,}9\cdot10^{-2}—2{,}4\cdot10^{-1})$	1 : 12,5	—	—	—
	Средние для провинции	$1{,}1\cdot10^{-2}$	$1{,}2\cdot10^{-1}$	1 : 10,9	—	—	—
Дастакерт	Каштановые	$(4{,}9\cdot10^{-3}—2{,}4\cdot10^{-2})$	$(5{,}8\cdot10^{-2}—8{,}8\cdot10^{-2})$	—	$(2{,}7\cdot10^{-4}—4{,}9\cdot10^{-4})$	$(2{,}7\cdot10^{-3}—3{,}0\cdot10^{-3})$	—
	Горно-луговые	$(1{,}7\cdot10^{-3}—1{,}3\cdot10^{-2})$	$(5{,}0\cdot10^{-2}—9{,}6\cdot10^{-2})$	—	$(2{,}2\cdot10^{-4}—2{,}7\cdot10^{-4})$	$(4{,}2\cdot10^{-3}—4{,}9\cdot10^{-3})$	—
	Средние для провинции	$8{,}6\cdot10^{-3}$	$7{,}2\cdot10^{-2}$	1 : 8,4	$3{,}1\cdot10^{-4}$	$3{,}7\cdot10^{-3}$	1 : 11,9

[1] В скобках указаны пределы колебаний.

В воде родников вне провинции содержится незначительное количество молибдена, на территории провинции родниковая вода, используемая местным населением как питьевая, содержит до $3{,}5 \cdot 10^{-6}\%$ молибдена. Минеральные воды, выходящие в районе сел. Анкаван, также характеризуются значительным содержанием молибдена (около $2 \cdot 10^{-6}\%$).

Содержание меди в водах близко к среднему содержанию ее в поверхностных водах, равному $2 \cdot 10^{-6}\%$ (Kuroda, Sandell, 1954). Отношение Mo : Cu в рудничных и других водах не соответствует отношению их в породе, а всегда в несколько раз выше, что также указывает на бо́льшую подвижность молибдена в зоне окисления по сравнению с медью.

Молибден и медь в растениях провинции. Почвы и воды — среда обитания живых организмов, в которой формируются характерные черты их химического состава. Растения, произрастающие на обогащенных молибденом почвах Анкаванской провинции, содержат значительно большее количество молибдена, чем в необогащенных молибденом районах. Концентрация молибдена в растениях в расчете на сухое вещество для первых составляет $n \cdot 10^{-4}$—$n \cdot ^{-3}\%$, для последних $n \cdot 10^{-4}$—$n \cdot 10^{-5}\%$ (табл. 68).

Среднее содержание меди в растениях обогащенной молибденом провинции и вне провинции характеризуется близкими величинами.

Состав большинства растений в большей или меньшей степени коррелирует с составом почв по содержанию молибдена. Чем больше молибдена в почве, тем больше его накапливается в растениях, но прямой и постоянной зависимости между этими явлениями нет. На усвоение молибдена растениями влияют величина pH почвы, содержание в ней органического вещества, меди, железа, марганца, фосфора, серы и др. С другой стороны, концентрирование молибдена растениями зависит от физиологических особенностей организма, его пороговой чувствительности к молибдену, определяющих его потребность в этом элементе. Коэффициент концентрирования молибдена для растения горно-луговых почв равен 0,43, в то время как для растений на бурых горно-лесных почвах — 0,24 и заболоченных — 0,37.

Аналогичная зависимость степени концентрирования молибдена растениями от типа почв и в районах, не обогащенных молибденом, однако коэффициент концентрирования молибдена здесь меньше, чем в провинции, обогащенной молибденом. Для растений горно-луговых почв он составляет 0,21, для бурых горно-лесных и заболоченных почв — соответственно 0,15 и 0,25. Реакция почвы из обогащенной зоны и вне ее приблизительно одинакова, поэтому различия в степени концентрирования молибдена растениями можно, по-видимому, отнести за счет неодинакового соотношения в почве молибдена и меди: там, где меди относительно больше, молибден хуже усваивается растениями. Ограничивающее влияние молибдена на поступление в растения меди было отмечено рядом авторов (Oertel et al., 1946; Trumbe, 1950; Пейве, 1956).

На пониженную доступность растениям меди по сравнению с молибденом в условиях исследуемого района указывает и то обстоятельство, что отношение Mo : Cu в растениях увеличено по сравнению с почвой.

Влияние факторов, связанных с физиологией растений, проявляется в том, что не все растения, обитающие в местах высокого содержания молибдена, накапливают этот элемент в большом количестве. Х. Г. Виноградовой (1943) показано, что представители семейства бобовых являются концентраторами молибдена. В обычных условиях при сравнительно низком содержании молибдена в почвах зола бобовых содержит сотые и тысячные доли процента молибдена. Результаты проведенных нами анализов еще раз подтверждают правильность этого положения. Кроме бобовых, в условиях молибденовых провинций значительное количество этого элемента накапливают представители семейства норичниковых, губоцветных и сложноцветных, наименьшее — злаки и древес-

Таблица 68

Среднее содержание молибдена и меди в растениях молибденовых биогеохимических провинций, % к сухому веществу[1]

Район	Тип почвы	Обогащенная провинция			Контрольный район		
		Mo	Cu	Отношение Mo : Cu	Mo	Cu	Отношение Mo : Cu
Анкаван	Горно-луговые	$3{,}4\cdot10^{-3}$ ($3{,}8\cdot10^{-4}$—$6{,}4\cdot10^{-3}$)	$5{,}3\cdot10^{-4}$ ($2{,}5\cdot10^{-4}$—$1{,}0\cdot10^{-3}$)	6,4 : 1	$7{,}3\cdot10^{-5}$ ($1{,}9\cdot10^{-5}$—$1{,}3\cdot10^{-4}$)	$3{,}4\cdot10^{-4}$ ($1{,}5\cdot10^{-4}$—$5{,}9\cdot10^{-4}$)	1 : 4,6
	Бурые горно-лесные	$1{,}3\cdot10^{-3}$ ($2{,}6\cdot10^{-4}$—$4{,}0\cdot10^{-3}$)	$7{,}7\cdot10^{-4}$ ($3{,}3\cdot10^{-4}$—$1{,}5\cdot10^{-3}$)	1,7 : 1	$3{,}2\cdot10^{-5}$ ($2{,}1\cdot10^{-5}$—$5{,}3\cdot10^{-5}$)	$5{,}8\cdot10^{-4}$ ($4{,}1\cdot10^{-4}$—$7{,}6\cdot10^{-4}$)	1 : 18,4
	Заболоченные	$2{,}3\cdot10^{-3}$ ($1{,}4\cdot10^{-3}$—$3{,}6\cdot10^{-3}$)	$2{,}9\cdot10^{-4}$ ($1{,}3\cdot10^{-4}$—$5{,}1\cdot10^{-4}$)	8,0 : 1	— ($3{,}8\cdot10^{-5}$—$1{,}1\cdot10^{-4}$)	— ($1{,}7\cdot10^{-4}$—$2{,}9\cdot10^{-4}$)	—
	Средние для провинции	$2{,}6\cdot10^{-3}$	$5{,}7\cdot10^{-4}$	4,6 : 1	$6{,}1\cdot10^{-5}$	$4{,}0\cdot10^{-4}$	1 : 6,6
Каджаран	Каштановые	$2{,}9\cdot10^{-3}$ ($1{,}1\cdot10^{-3}$—$5{,}1\cdot10^{-3}$)	$1{,}3\cdot10^{-2}$ ($4{,}1\cdot10^{-3}$—$2{,}0\cdot10^{-2}$)	1 : 4,5	$1{,}2\cdot10^{-4}$ ($4{,}0\cdot10^{-5}$—$3{,}1\cdot10^{-4}$)	$6{,}7\cdot10^{-4}$ ($1{,}7\cdot10^{-4}$—$2{,}0\cdot10^{-3}$)	1 : 5,6
	Серые горно-лесные	$3{,}0\cdot10^{-3}$ ($9{,}7\cdot10^{-4}$—$5{,}5\cdot10^{-3}$)	$2{,}2\cdot10^{-2}$ ($4{,}3\cdot10^{-3}$—$3{,}5\cdot10^{-2}$)	1 : 7,0	—	—	—
	Средние для провинции	$2{,}9\cdot10^{-3}$	$1{,}7\cdot10^{-2}$	1 : 5,9	—	—	—
Дастакерт	Каштановые	($8{,}9\cdot10^{-4}$—$4{,}3\cdot10^{-3}$)	($7{,}0\cdot10^{-3}$—$9{,}9\cdot10^{-3}$)	—	($6{,}4\cdot10^{-5}$—$9{,}7\cdot10^{-5}$)	($3{,}6\cdot10^{-4}$—$3{,}9\cdot10^{-4}$)	—
	Горно-луговые	($2{,}6\cdot10^{-4}$—$1{,}9\cdot10^{-3}$)	($5{,}1\cdot10^{-2}$—$8{,}6\cdot10^{-3}$)	—	($4{,}9\cdot10^{-5}$—$5{,}2\cdot10^{-5}$)	($3{,}9\cdot10^{-4}$—$5{,}5\cdot10^{-4}$)	—
	Средние для провинции	$1{,}4\cdot10^{-3}$	$7{,}3\cdot10^{-3}$	1 : 5,2	$6{,}5\cdot10^{-5}$	$4{,}2\cdot10^{-4}$	1 : 6,3

[1] В скобках указаны пределы колебаний.

ные растения (табл. 69). По средним данным для сухостепной, полупустынной, пустынной зоны злаки, по-видимому, являются концентраторами молибдена.

Большая распространенность, обилие и мощное развитие бобовых растений на территории молибденовой провинции, вероятно, связаны с повышенным содержанием молибдена в среде, чего не наблюдается в очень сходных по природным условиям контрольных районах.

Колебания в содержании молибдена у растений одного вида весьма значительны и обусловлены содержанием этого элемента в почвах и условиями доступности его растениям.

Таблица 69

Среднее содержание молибдена и меди в растениях различных семейств в молибденовых провинциях, % на сухое вещество

Семейство	Число образцов	Молибденовая провинция		Число образцов	Контрольный район	
		Mo	Cu		Mo	Cu
Анкаванская провинция						
бобовые	35	$4{,}6\cdot10^{-3}$	$8{,}0\cdot10^{-4}$	10	$2{,}6\cdot10^{-4}$	$6{,}3\cdot10^{-4}$
буковые	5	$3{,}9\cdot10^{-4}$	$3{,}7\cdot10^{-4}$	3	$4{,}7\cdot10^{-5}$	$3{,}4\cdot10^{-4}$
норичниковые	6	$3{,}8\cdot10^{-3}$	$4{,}8\cdot10^{-4}$	3	$9{,}1\cdot10^{-5}$	$5{,}3\cdot10^{-4}$
губоцветные	11	$2{,}7\cdot10^{-3}$	$9{,}2\cdot10^{-4}$	6	$7{,}7\cdot10^{-5}$	$5{,}8\cdot10^{-4}$
колокольчиковые	8	$3{,}6\cdot10^{-3}$	$1{,}6\cdot10^{-3}$	2	$3{,}3\cdot10^{-5}$	$5{,}7\cdot10^{-4}$
сложноцветные	19	$3{,}1\cdot10^{-3}$	$6{,}5\cdot10^{-4}$	6	$8{,}7\cdot10^{-5}$	$5{,}4\cdot10^{-4}$
злаковые	23	$2{,}4\cdot10^{-4}$	$4{,}7\cdot10^{-4}$	19	$1{,}2\cdot10^{-5}$	$2{,}1\cdot10^{-4}$
Каджаранская провинция						
бобовые	15	$5{,}9\cdot10^{-3}$	$2{,}8\cdot10^{-2}$	9	$3{,}0\cdot10^{-4}$	$2{,}5\cdot10^{-3}$
норичниковые	6	$4{,}2\cdot10^{-3}$	$2{,}1\cdot10^{-2}$	2	$1{,}2\cdot10^{-4}$	$7{,}2\cdot10^{-4}$
губоцветные	10	$5{,}0\cdot10^{-3}$	$2{,}4\cdot10^{-2}$	6	$1{,}1\cdot10^{-4}$	$6{,}4\cdot10^{-4}$
сложноцветные	9	$2{,}6\cdot10^{-3}$	$1{,}9\cdot10^{-2}$	4	$6{,}5\cdot10^{-5}$	$4{,}9\cdot10^{-4}$
злаковые	14	$3{,}0\cdot10^{-4}$	$2{,}2\cdot10^{-2}$	12	$2{,}9\cdot10^{-5}$	$5{,}9\cdot10^{-4}$

Каких-либо заболеваний или измененных форм растений, связанных с высоким содержанием в их организме молибдена, в районах исследуемой провинции не обнаружено. Это соответствует известным литературным данным (Виноградова, 1952; Anderson, 1952), указывающим, что растения способны переносить без видимых изменений высокие концентрации молибдена (до десятых долей процента на сухое вещество), но заболевают в случае недостатка этого элемента в почве.

Несмотря на некоторую неравномерность в накоплении, все почвы и растения в районах, обогащенных молибденом пород, содержат повышенное количество этого элемента. Это позволило выделить район с высоким содержанием молибдена в почвах, водах и растениях и определить границы распространения молибденовой биогеохимической провинции в районе Анкавана (рис. 97).

Молибден в породах и почвах Каджаранской провинции. Содержание молибдена в породах Каджаранского района колеблется от $1{,}0\cdot10^{-3}$ до $7{,}0\cdot10^{-3}\%$ (Малюга, 1958). В связи с повышенным содержанием в породах отмечается увеличение общего уровня концентрации рассеянного молибдена в почвах, природных водах и растениях. Содержание молибдена в почвах Каджаранской биогеохимической провинции составляет в среднем $1{,}1\cdot10^{-2}\%$ и колеблется в пределах от $3{,}6\cdot10^{-3}$ до $2{,}0\cdot10^{-2}\%$, т. е. в 20—100 раз больше среднего содержания в почвах черноземной зоны (см. табл. 67) Близкие величины для почв этой про-

винции (от $2,0 \cdot 10^{-3}$ до $3,0 \cdot 10^{-2}$%) найдены Малюгой, Макаровой, Малашкиной (1959).

В отличие от Анкаванской провинции в почвах района Каджарана содержание меди повышено ($2 \cdot 10^{-3}$%) и количество ее значительно превышает содержание молибдена (отношение Mo : Cu = 1 : 10,9).

В почвах контрольных участков молибден и медь содержатся в количествах, близких к среднему содержанию этих элементов в почвах.

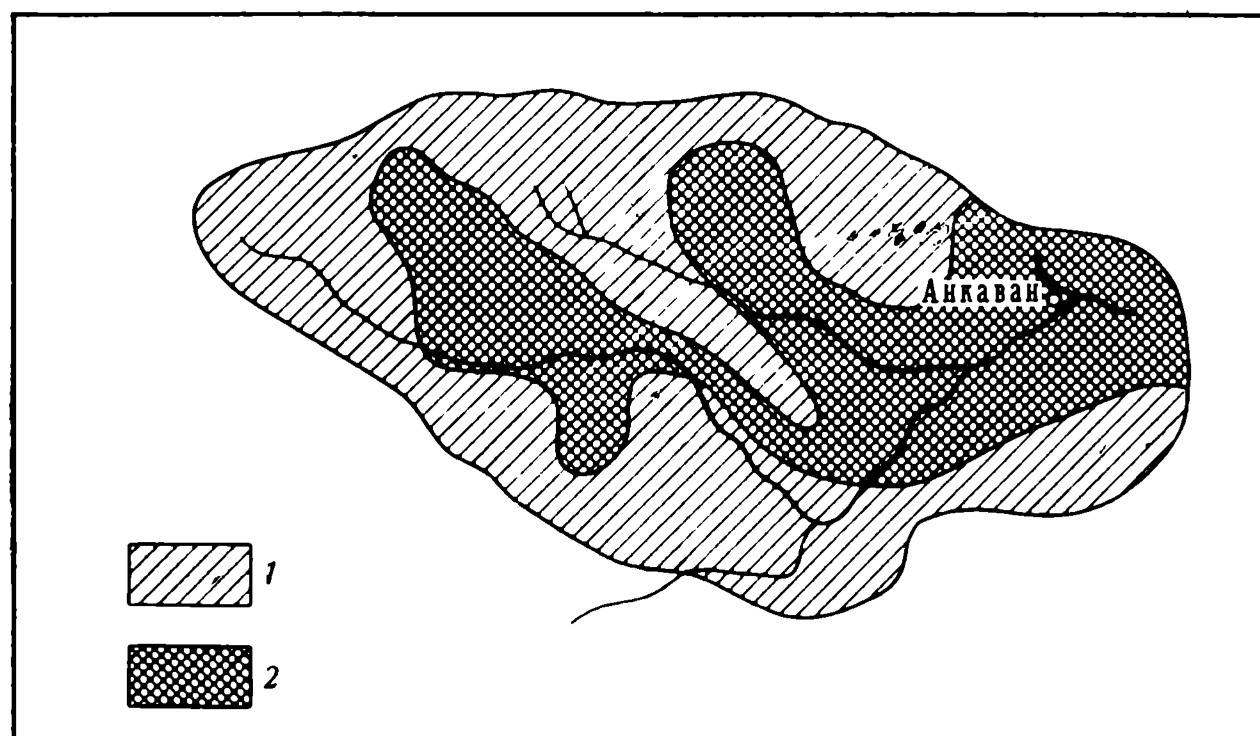


Рис. 97. Картограмма биогеохимической провинции с повышенным содержанием молибдена в районе Анкавана

Содержание **молибдена**:

1 — в почве — $>3,1 \cdot 10^{-4}$%, в растениях — $>0,1 \cdot 10^{-5}$%;
2 — в почве — $>6,9 \cdot 10^{-3}$%, в растениях $>2,6 \cdot 10^{-3}$%

Молибден в природных водах провинции. Поверхностные, грунтовые и рудничные воды Каджаранской биогеохимической провинции заметно обогащены молибденом (от $1,2 \cdot 10^{-6}$% до $8,9 \cdot 10^{-5}$%) по сравнению с районами, расположенными за пределами провинции (от следов до $1,1 \cdot 10^{-7}$%).

Отношение молибдена к меди в водах возрастает по сравнению с их отношением в почве и породе, что указывает на большую подвижность молибдена по сравнению с медью в условиях изучаемой провинции.

Молибден в растениях провинции. Среднее содержание молибдена и меди в растениях, произрастающих на различных типах почв провинции и контрольных районов, представлено в табл. 68. Растения провинции значительно обогащены как молибденом ($2,9 \cdot 10^{-3}$%), так и медью ($1,7 \cdot 10^{-2}$%). По данным Малюги (1958), содержание молибдена в золе растения этого района колеблется от $2,0 \cdot 10^{-3}$ до $4,0 \cdot 10^{-2}$%.

Изменение величины отношения Mo : Cu в растениях (1 : 5,9) по сравнению с их отношением в почве (1 : 10,9) указывает на большую подвижность молибдена по сравнению с медью. Однако коэффициент концентрирования молибдена растениями в районе Каджаранской провинции (0,26) меньше, чем в Анкаванской (0,46), несмотря на то, что почвы Каджаранской провинции имеют более щелочную реакцию. Это происходит под влиянием больших количеств меди, присутствующих в почвах Каджаранской провинции, уменьшающих доступность молибдена растениям.

Содержание молибдена и меди в растениях зависит от их содержания в почве. Как и в Анкаванской провинции, на количество молибдена в растениях влияет величина pH и содержание меди в почве. Следует указать, что не только перечисленные выше факторы определяют содержание молибдена в растениях; есть еще очень много неясных вопросов, касающихся доступности этого элемента растениям. Почти все растения провинции на целый порядок обогащены молибденом по сравнению со средним содержанием молибдена в растениях, собранных за пределами провинции. Наибольшее количество молибдена концентрируют, как это наблюдалось и в Анкаване, представители семейств бобовых, губоцветных и норичниковых; наименьшее — злаковые и древесные растения (см. табл. 69).

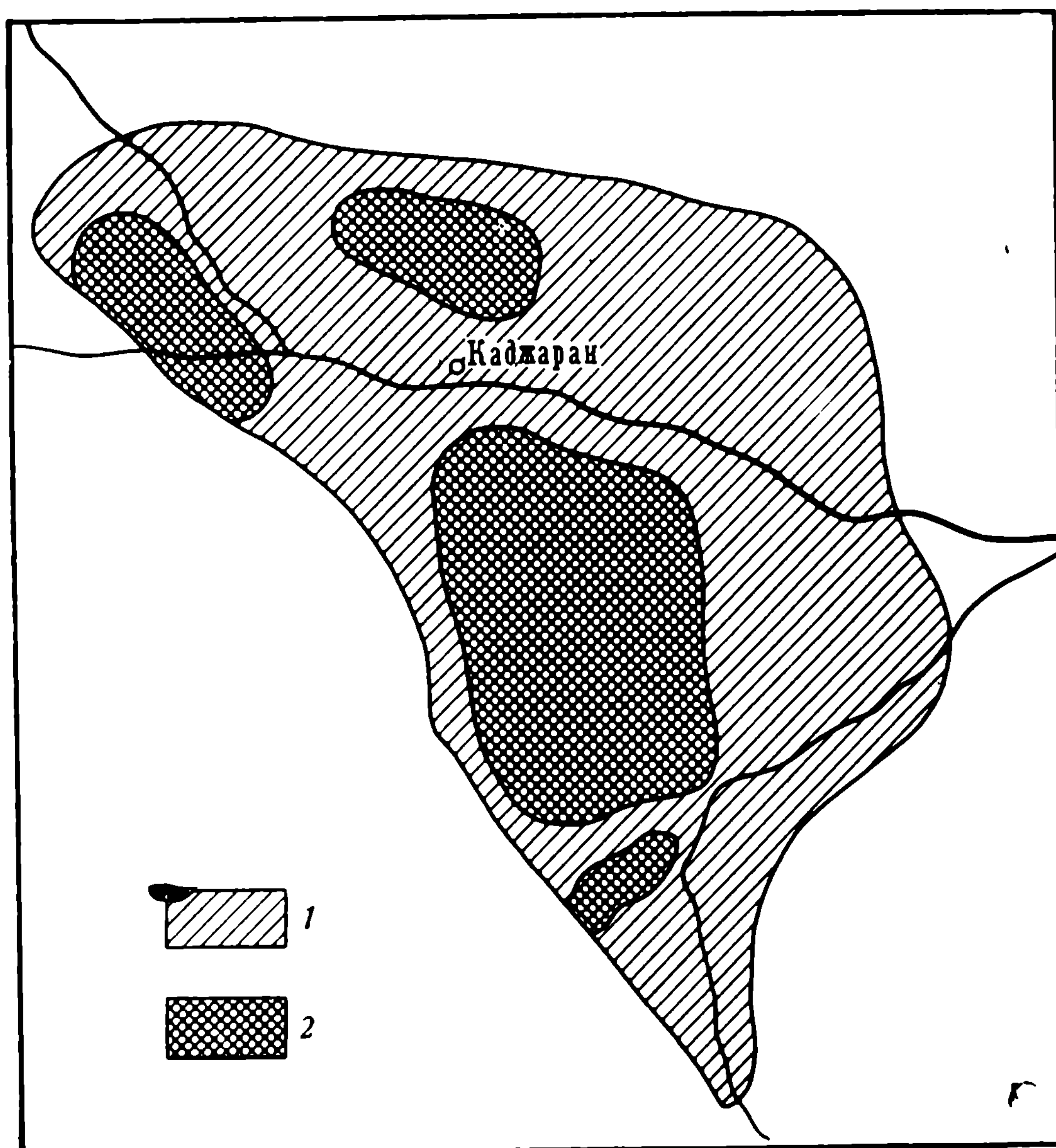


Рис. 98. Картограмма биогеохимической провинции с повышенным содержанием молибдена в районе Каджарана

Содержание молибдена:
1 — в почве — >$4,5 \cdot 10^{-4}$%, в растениях — >$1,2 \cdot 10^{-4}$%;
2 — в почве — >$1,1 \cdot 10^{-2}$%, в растениях — >$2,9 \cdot 10^{-3}$%

Проводя геоботанические исследования в районе Каджарана, Малюга и его сотрудники (1959) обратили внимание на преимущественное распространение астрагала склоненного (Astragalus declinatus) над участками медно-молибденовых месторождений и высказали мнение, что здесь имеет место биогеохимическая приуроченность определенного вида растения к зоне оруденения. Химический анализ астрагалов показал высокое содержание молибдена и меди. Однако в такой же степени молибден накапливают и другие растения, растущие над обогащенными молибденом породами: поричник, зверобой, тимьян и многие другие. Теми же авторами была найдена в районе Каджаранской провинции измененная форма мака (Papaver commutatum) с необычно большим развитием черной окраски на лепестках. Авторы полагают, что эта форма мака приурочена к выходу грунтовых вод, обогащенных медью и молибденом, так как она обнаружена на участке, где почвы подпитываются грунтовыми водами, обогащенными указанными элементами. Изменение окраски цветов под влиянием химических факторов — явление довольно частое. Сравнительно невысокое содержание меди (0,021%) и молибдена (0,006%) в золе измененного мака не позволяет утверждать, что наблюдаемое явление целиком обязано присутствию этих элементов.

Кроме указанных выше, каких-либо морфологических изменений или заболеваний, связанных с высоким содержанием молибдена, у растений изучаемых провинций обнаружено не было, несмотря на то, что в тканях растений концентрируется значительное количество этого элемента.

В результате проведенных исследований в районе Каджарана удалось выделить провинцию, почвы, воды и растения которой обогащены молибденом и медью (рис. 98). При картировании провинции нами также были использованы данные Малюги (Малюга, 1958) и Малюги и др. (1959).

Реакция животных организмов на высокое содержание молибдена в среде. На существование биогеохимической провинции указывает не только уровень содержания химического элемента в среде, но и определенная реакция живых организмов, населяющих провинцию, на концентрацию данного химического элемента. Эти два основных признака (аномалия химического состава среды и реакция живых организмов) определяют наличие биогеохимической провинции.

Высокое содержание молибдена в почвах изученных провинций не вызывает каких-либо заметных отклонений в жизнедеятельности растительных организмов, если не считать концентрирования ими достаточно больших количеств этого элемента. Поскольку содержание молибдена в растениях достигает выше пороговых величин ($6{,}0 \cdot 10^{-4}$ — $1{,}4 \cdot 10^{-3}$% на сухое вещество), то можно было ожидать появления в этих районах у животных признаков молибденозиса.

Было обращено внимание на сходство симптомов заболевания скота молибденозисом с признаками медной недостаточности. Это привело к успешному использованию меди для лечения животных, больных молибденозисом (Marston, 1952; Cunningham, 1954; Ferguson, 1944). Добавки меди в рацион больных животных способствовали усиленному выведению из организма молибдена и излечиванию животных. Механизм физиологического взаимодействия молибдена и меди, а также токсического действия молибдена до сих пор не объяснен, но физиологическая функция, выполняемая молибденом в организме животных, установлена. В районах Каджаранской и Дастакертской биогеохимических провинций клинический осмотр животных, а также архивные данные ветеринарных служб показали, что никаких признаков заболеваний, связанных с токсическим действием высоких количеств молибдена, в этих районах не наблюдается. Это можно объяснить тем, что пастбищные растения указанных провинций содержат высокое количество меди, в несколько раз превышающее содержание молибдена, способной снять токсический эффект молибдена. В Анкаванской провинции, где молибдена содержится больше, чем меди, установлено, что во время выпаса скота (весной) на пастбищах, расположенных на территории молибденовой провинции, у животных возникают сильные желудочно-кишечные расстройства и ухудшается качество шерсти. Во время летнего пребывания животных на пастбищах с нормальным содержанием молибдена эти явления проходили; когда же скот снова перегоняли на «молибденовые» пастбища, через 2—3 дня вновь наступали указанные выше расстройства. Вполне возможно, что эти расстройства служат проявлением признаков молибденового отравления. Доказательством может служить то, что заболевание проявлялось лишь тогда, когда скот выпасался на пастбищах, обогащенных молибденом, и исчезало при перегоне животных на пастбища с нормальным содержанием этого элемента. Кроме того, заболевания у животных проявлялись уже на вторые — четвертые сутки с момента начала выпаса скота на молибденовых пастбищах, что характерно для молибденозиса. Так, согласно сообщениям Каннинхэма (Cunningham, 1954), молибденозис возникает быстро — на первые—пятые сутки. Признаки молибденового токсикоза, наблюдавшиеся нами в Анкаванской молибденовой провинции, проявились в основном у крупного рогатого скота и особенно у его молодняка. По данным ряда авторов (Arrington, Davis, 1953; Britton, Gess, 1946), токсическое действие молибдена проявляется не в одинаковой степени у различных видов животных: у овец молибденозис встречается значительно реже, чем у крупного рогатого скота, особенно подвержен заболеванию его молодняк; свиньи и лошади совсем не болеют молибденозисом. Наконец, исключение других возможных причин (инфекция, ядовитость трав и т.. п.) и клиническая картина заболевания, сходная с симптомами молибденозиса, описанного в литературе, доказывают, что заболевание скота в районе Анкаванской биогеохимической провинции связано с токсическим действием молибдена.

Результаты биохимических исследований животных. Во всех исследованных органах активность ксантиноксидазы в тканях животных, выпасавшихся на обогащенных молибденом пастбищах, оказалась повышенной по сравнению с контролем.

Увеличение активности ксантиноксидазы в тканях коррелирует с

увеличением концентрации молибдена и снижением содержания меди в этих тканях. Указанные изменения выражены неодинаково у животных из разных молибденовых провинций. Как и следовало ожидать, в Анкаванской провинции с относительно более высоким содержанием молибдена и низким содержанием меди эти изменения проявляются в большей степени, чем в Каджаранской провинции, где меди содержится больше, чем молибдена. Например, у животных из Анкаванской провинции активность ксантиноксидазы увеличивается в печени на 106%, в почках — на 65%, в слизистой оболочке тонкого кишечника — на 170%, в молоке — на 206%; у животных из Каджаранской провинции активность этих ферментов повышается в указанных тканях соответственно на 34, 17, 37 и 49%.

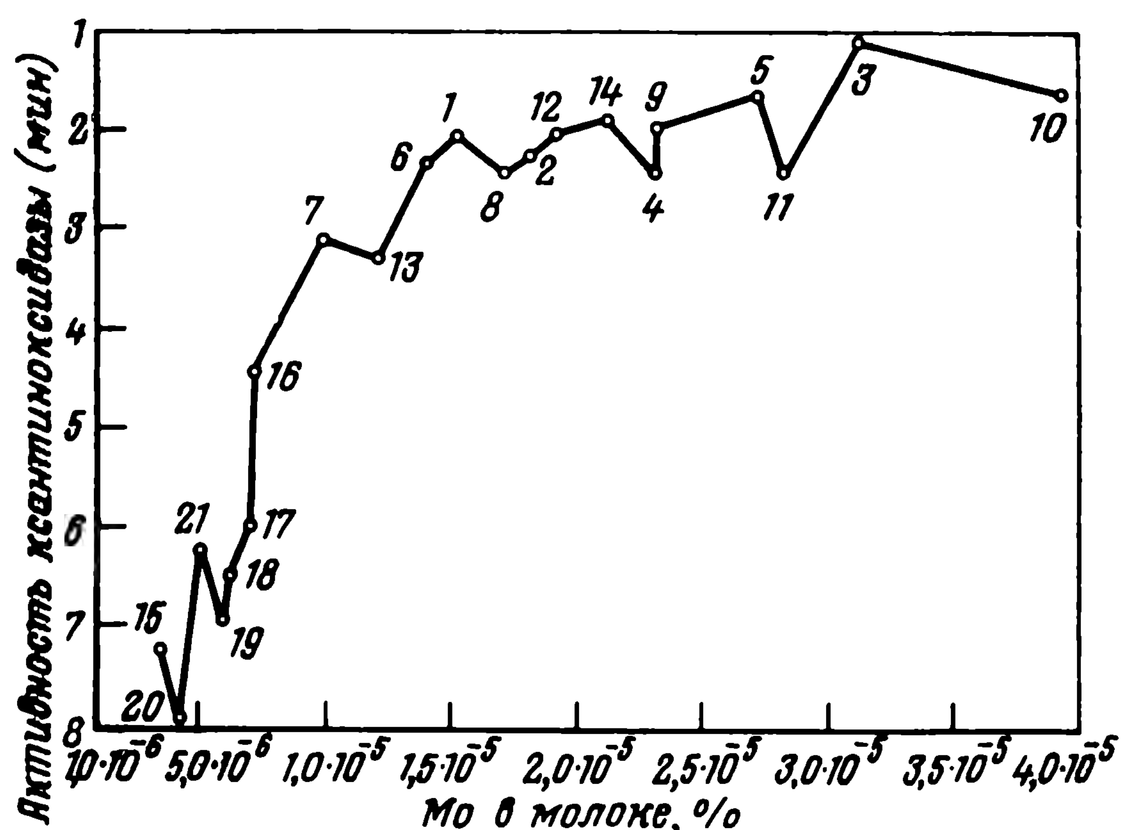


Рис. 99. Активность ксантиноксидазы и содержание молибдена в молоке коров

Самое значительное изменение активности ксантиноксидазы найдено в молоке коров, поедающих корм с обогащенных молибденом пастбищ (рис. 99). Концентрация молибдена в молоке этих животных увеличена в среднем в 4,7 раза. В отличие от других тканей в молоке животных содержание меди не уменьшается, а увеличивается почти в 2 раза. Возможно, это происходит благодаря усиленной экскреции из организма меди, при увеличении количества молибдена в пище.

Повышение активности ксантиноксидазы происходит благодаря ее усиленному синтезу при увеличении в тканях концентрации молибдена, являющегося составной частью этого фермента. Усиление активности ксантиноксидазы в экспериментальных условиях при добавлении молибдена в рацион крыс было показано авторами, открывшими молибден в составе ксантиноксидазы. В естественных условиях таких наблюдений проведено не было. Лишь в 1957—1958 гг. появились работы (Kriermier, Capellari, 1957, 1958), подтвердившие, что активность ксантиноксидазы в коровьем молоке пропорциональна содержанию в нем молибдена, которое, в свою очередь, определяется количеством молибдена в корме. По-видимому, в молочной железе создается депо молибдена, что является условием индуцированного синтеза в ней фермента ксантиноксидазы.

Наши опыты с подкормкой животных молибденом и медью дают основание утверждать, что изменения в пуриновом обмене у животных происходят в результате действия высокого количества молибдена, попадающего в организм животного с кормом.

Активность ксантиноксидазы в тканях баранов при подкормке их молибденом (50 *мг* в сутки) повышалась, по сравнению с контролем, в печени на 153%, в почвах — на 77%, в слизистой оболочке тонкого кишечника — на 298%. Увеличение активности фермента, вызванное в два раза большим количеством молибдена, но введенным в виде соли

молибдена, меньше, чем увеличение активности, вызванное молибденом, полученным с кормом. Возможно, что молибден, введенный животным в виде соли, хуже усваивается организмом, чем молибден, полученный в виде соединений, в которых он присутствует в кормовых растениях. Последующая добавка меди в рацион животных может снизить активность ксантиноксидазы и содержание молибдена в тканях почти до нормы.

Несмотря на значительное увеличение активности ксантиноксидазы в тканях животных, получающих повышенное количество молибдена, концентрация мочевой кислоты в крови почти не изменяется по сравнению с контролем (табл. 70). Но это еще не значит, что образование

Таблица 70

Среднее содержание мочевой кислоты в крови и выделение ее с мочой у животных

Район	Животные	Обогащенные молибденом провинции			Контрольный район		
		число проб	мочевая кислота в крови, *мг %*	мочевая кислота в моче, *мг/сутки*	число проб	мочевая кислота в крови, *мг %*	мочевая кислота в моче, *мг/сутки*
Анкаван	Телята	3	1,7	1,72	3	1,5	1,07
	Бараны	5	1,1	0,71	4	0,9	0,26
Каджаран	Бараны	6	—	0,66	5	—	0,44
Дастакерт	Бараны	3	—	0,51	3	—	0,38

мочевой кислоты у этих животных происходит в такой же степени, как и у контрольных. То, что мочевая кислота не накапливается в крови, можно объяснить, с одной стороны, возможным усилением активности уриказы при повышенном образовании мочевой кислоты в организме и быстрым окислением последней в аллантоин, с другой стороны — увеличенным выделением мочевой кислоты из организма.

В результате проведения балансового опыта было установлено, что у животных, поедающих корм с обогащенных молибденом пастбищ, накопление молибдена увеличивается: у баранов в 7,1 раза, у телят — в 6 раз по сравнению с нормальными условиями. Количество меди, задерживающейся в организме, снижается особенно сильно у телят (в 2,5 раза) и заметно повышается ее выделение с мочой. Наши данные согласуются с наблюдениями других авторов, изучавших накопление в организме меди в зависимости от содержания молибдена. Так, в печени павших от молибденозиса животных содержалось молибдена до 10 *мг/кг* сухого вещества при норме 0,2 *мг/кг* и в 5—10 раз снижалось содержание меди (Marston, 1952).

Изменение пуринового обмена у человека в условиях молибденовой биогеохимической провинции. Проведенные на животных исследования позволили поставить вопрос о влиянии повышенной концентрации молибдена в окружающей среде на пуриновый обмен у человека, что представляло особый интерес в связи с отсутствием в его организме, как принято считать, фермента уриказы. Поэтому в организме человека при увеличении количества молибдена и повышении активности ксантиноксидазы мочевая кислота могла бы накапливаться и вызывать появление признаков подагры (Ковальский, Яровая, Шмавонян, 1961).

Было обследовано 400 человек из двух населенных пунктов, расположенных на территории Анкаванской провинции. Клинический осмотр населения проводился врачом Д. М. Шмавоняном. Было установлено, что клинические признаки подагры частично наблюдаются в одном из населенных пунктов у 56 человек, что составляет 31% обследованного

Таблица 71

Содержание молибдена и меди в продуктах питания и питьевой воде человека, % на сухое (в растительных продуктах) и на сырое (в животных продуктах) вещество

Продукты	Район, обогащенный молибденом		Район с нормальным содержанием молибдена	
	Mo	Cu	Mo	Cu
Растительные продукты				
Картофель	$1,1\cdot10^{-3}$	$3,2\cdot10^{-4}$	$3,3\cdot10^{-4}$	$7,0\cdot10^{-4}$
Капуста	$5,2\cdot10^{-4}$	$5,9\cdot10^{-4}$	$0,4\cdot10^{-5}$	$2,2\cdot10^{-3}$
Салат (котим)	$7,3\cdot10^{-4}$	$5,0\cdot10^{-4}$	$1,8\cdot10^{-4}$	$4,8\cdot10^{-3}$
Помидоры	$8,5\cdot10^{-4}$	$2,9\cdot10^{-3}$	$2,7\cdot10^{-4}$	$1,7\cdot10^{-3}$
Баклажаны	$1,3\cdot10^{-3}$	$8,7\cdot10^{-4}$	$9,7\cdot10^{-5}$	$9,3\cdot10^{-4}$
Лоби (кавказская фасоль)	$8,2\cdot10^{-3}$	$1,7\cdot10^{-3}$	$5,1\cdot10^{-4}$	$1,4\cdot10^{-3}$
Бохи	$2,1\cdot10^{-3}$	$4,4\cdot10^{-4}$	$9,0\cdot10^{-5}$	$5,1\cdot10^{-4}$
Авелюк	$3,0\cdot10^{-4}$	$1,8\cdot10^{-4}$	$2,9\cdot10^{-5}$	$3,3\cdot10^{-4}$
Мята	$5,7\cdot10^{-3}$	$4,8\cdot10^{-4}$	$1,1\cdot10^{-4}$	$7,7\cdot10^{-4}$
Чавек	$1,8\cdot10^{-3}$	$6,5\cdot10^{-4}$	$3,2\cdot10^{-4}$	$2,1\cdot10^{-4}$
Базилик (реан)	$5,9\cdot10^{-4}$	$9,7\cdot10^{-4}$	$4,6\cdot10^{-5}$	$9,0\cdot10^{-4}$
Сабех (резак)	$9,3\cdot10^{-4}$	$1,0\cdot10^{-3}$	$7,3\cdot10^{-5}$	$1,5\cdot10^{-3}$
Тархун (экстрагон)	$8,3\cdot10^{-4}$	$6,1\cdot10^{-4}$	$2,3\cdot10^{-5}$	$3,0\cdot10^{-4}$
Савзи (лук порей)	$1,0\cdot10^{-3}$	$2,7\cdot10^{-3}$	$9,7\cdot10^{-5}$	$1,2\cdot10^{-3}$
Хлеб белый из привозной муки	$5,1\cdot10^{-5}$	$2,1\cdot10^{-4}$	$3,9\cdot10^{-5}$	$2,8\cdot10^{-4}$
Хлеб черный	$2,8\cdot10^{-5}$	$7,4\cdot10^{-5}$	$4,1\cdot10^{-5}$	$5,9\cdot10^{-4}$
Животные продукты и вода				
Молоко коровье	$2,8\cdot10^{-5}$	$1,9\cdot10^{-5}$	$4,7\cdot10^{-6}$	$2,9\cdot10^{-5}$
Печень говяжья	$3,4\cdot10^{-5}$	$2,1\cdot10^{-4}$	$9,8\cdot10^{-6}$	$1,1\cdot10^{-3}$
Печень баранья	$2,4\cdot10^{-5}$	$1,7\cdot10^{-5}$	$8,6\cdot10^{-6}$	$7,4\cdot10^{-4}$
Мясо говяжье	$5,9\cdot10^{-6}$	$4,0\cdot10^{-5}$	$1,2\cdot10^{-6}$	$8,2\cdot10^{-5}$
Мясо баранье	$3,4\cdot10^{-6}$	$5,1\cdot10^{-5}$	$1,0\cdot10^{-6}$	$6,8\cdot10^{-5}$
Яйца	$8,1\cdot10^{-7}$	$4,9\cdot10^{-5}$	$3,4\cdot10^{-7}$	$9,1\cdot10^{-5}$
Вода питьевая	$1,0\cdot10^{-6}$	$2,7\cdot10^{-5}$	$4,7\cdot10^{-7}$	$1,1\cdot10^{-5}$

взрослого населения, в другом — у 14, что составляет 18% взрослого населения. Эти цифры чрезвычайно высоки, так как по статистическим данным, в среднем подагрой болеет не более 1—4% людей.

Заболевание подагрического типа, наблюдавшееся в молибденовой биогеохимической провинции, характеризуется болями в суставах, особенно в коленных и плюсно-фаланговых суставах ног и фаланговых суставах рук. Имеются случаи хорошо выраженной деформации суставов, а также припухлости, повышение температуры и покраснение в области суставов. Острые приступы с повышением температуры встречаются редко.

Детальному обследованию подвергались 52 человека из числа местных жителей и 5 человек, не живущих в этом районе (для контроля). Было определено содержание молибдена, меди, мочевой кислоты и активности ксантиноксидазы в крови, а также суточное выделение молибдена, меди и мочевой кислоты с мочой.

Население Анкавана питается главным образом продуктами местного происхождения и употребляет в пищу большое количество растительных продуктов (картофель, лоби, бохи, авелюк и др.). Основные продукты питания людей, живущих в указанных населенных пунктах, были исследованы на содержание в них молибдена и меди, и для сравнения

такие же исследования были проведены в контрольных районах, расположенных вне молибденовой провинции. Результаты анализов представлены в табл. 71.

В продуктах питания населения молибденовой провинции содержится в 2—10 раз больше молибдена, чем в продуктах из контрольных районов. Согласно собранным у местного населения сведениям, продукты местного происхождения составляют в общем рационе взрослого человека не менее 50%. На основании проведенных анализов и опроса населения нами было вычислено, что в среднем взрослый человек в зоне Анкаванской молибденовой провинции ежедневно получает с пищей 10—15 *мг* молибдена и 5—10 *мг* меди, в то время, как в норме, вне молибденовой провинции, человек получает с пищей 1—2 *мг* молибдена и 10—15 *мг* меди.

Высокое содержание молибдена при относительно малом количестве меди в суточном пищевом рационе человека влияет в определенной степени на концентрирование молибдена организмом, что отражается на содержании в крови и выделении с мочой молибдена и меди. Почти у всех жителей Анкаванской биогеохимической провинции мы наблюдали повышенное содержание молибдена в крови при некотором понижении концентрации меди по сравнению с контролем. В суточном количестве мочи, как правило, содержится увеличенное количество молибдена и меди по сравнению с содержанием их в моче людей контрольного района.

Полученные данные подтверждают известный факт об антагонизме между медью и молибденом в животном организме (только в определенных концентрациях); увеличение содержания молибдена в пище и отсюда в тканях ведет к более интенсивному выведению из организма меди и, кроме того, свидетельствует о возможном накоплении молибдена в организме человека в условиях повышенного его содержания в среде.

Это дает основание предположить, что избыточный молибден может частично использоваться на синтез добавочных количеств фермента ксантиноксидазы. Об увеличении количества ксантиноксидазы в крови можно судить по результатам определения активности фермента.

Измерение активности ксантиноксидазы в сыворотке крови проведено у 19 человек из молибденовой провинции и у 5 из контрольного района (табл. 72). Увеличение активности фермента происходит параллельно росту концентрации молибдена в крови и дает основание считать, что повышение количества молибдена в организме (в пределах изученных концентраций) приводит к увеличению синтеза ксантиноксидазы. Одновре-

Таблица 72

Активность ксантиноксидазы в сыворотке крови человека

Район	Объекты исследования	№ выборки	Число случаев	Активность (в мин.— обесцвечивание метиленовой синей) и достоверность разницы					
				M	$\pm\sigma$	$\pm m$	t_{1-2}	t_{2-4}	t_{3-4}
Молибденовая провинция	Больные	1	8	4,77	0,53	0,189			
	Здоровые	2	11	7,89	0,97	0,293	8,9	3,3	4,5
	Среднее	3	19	6,59	2,17	0,491			
Контрольный район	Контрольные	4	5	10,19	1,41	0,641			

Примечание. Здесь и в следующей таблице приняты обозначения: M — средняя арифметическая ошибка; σ — среднее квадратичное отклонение; m — ошибка среднего; t — критерий достоверности.

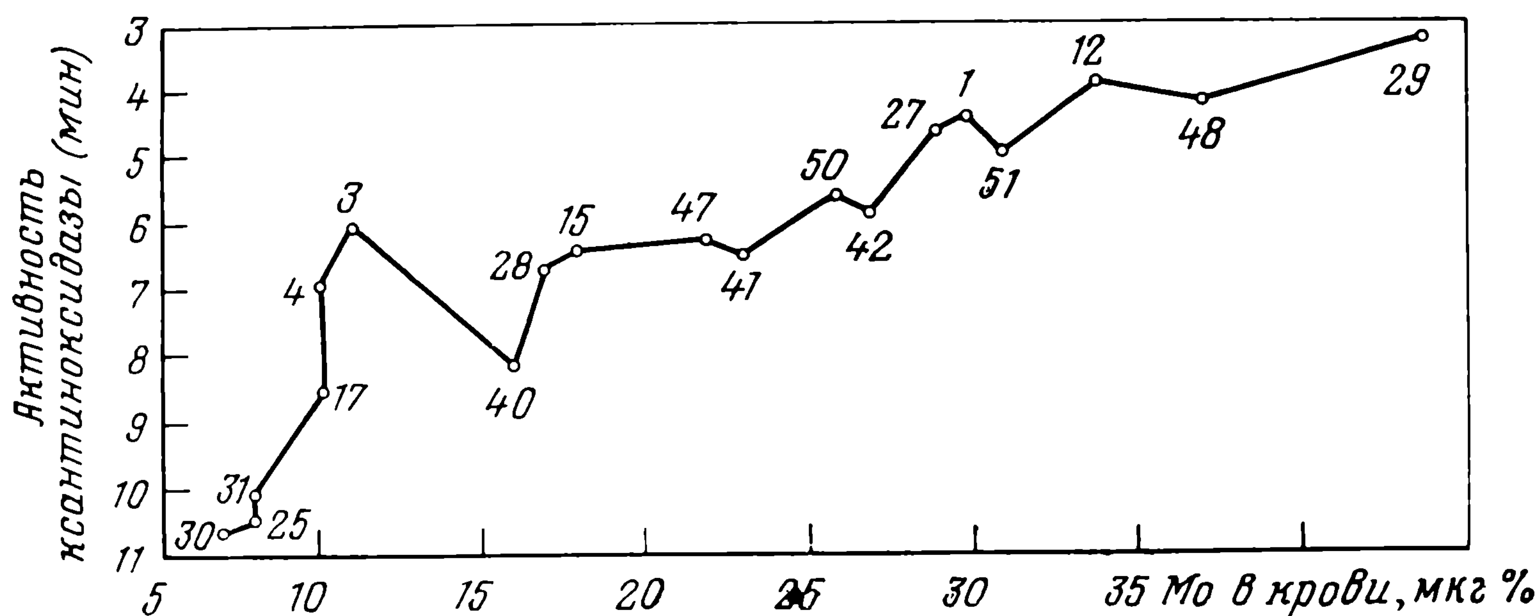


Рис. 100. Активность ксантиноксидазы и содержание молибдена в крови человека

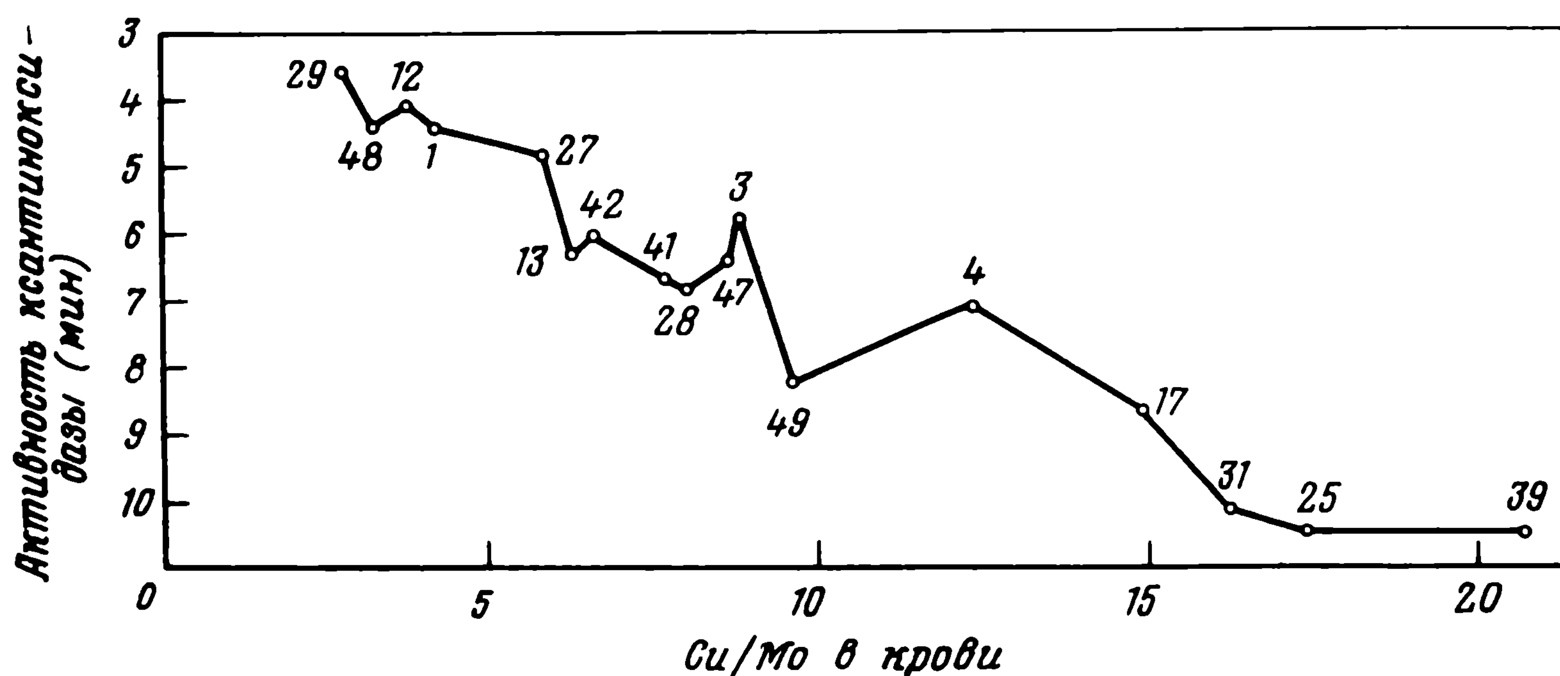


Рис. 101. Зависимость активности ксантиноксидазы от соотношения медь: молибден в крови человека

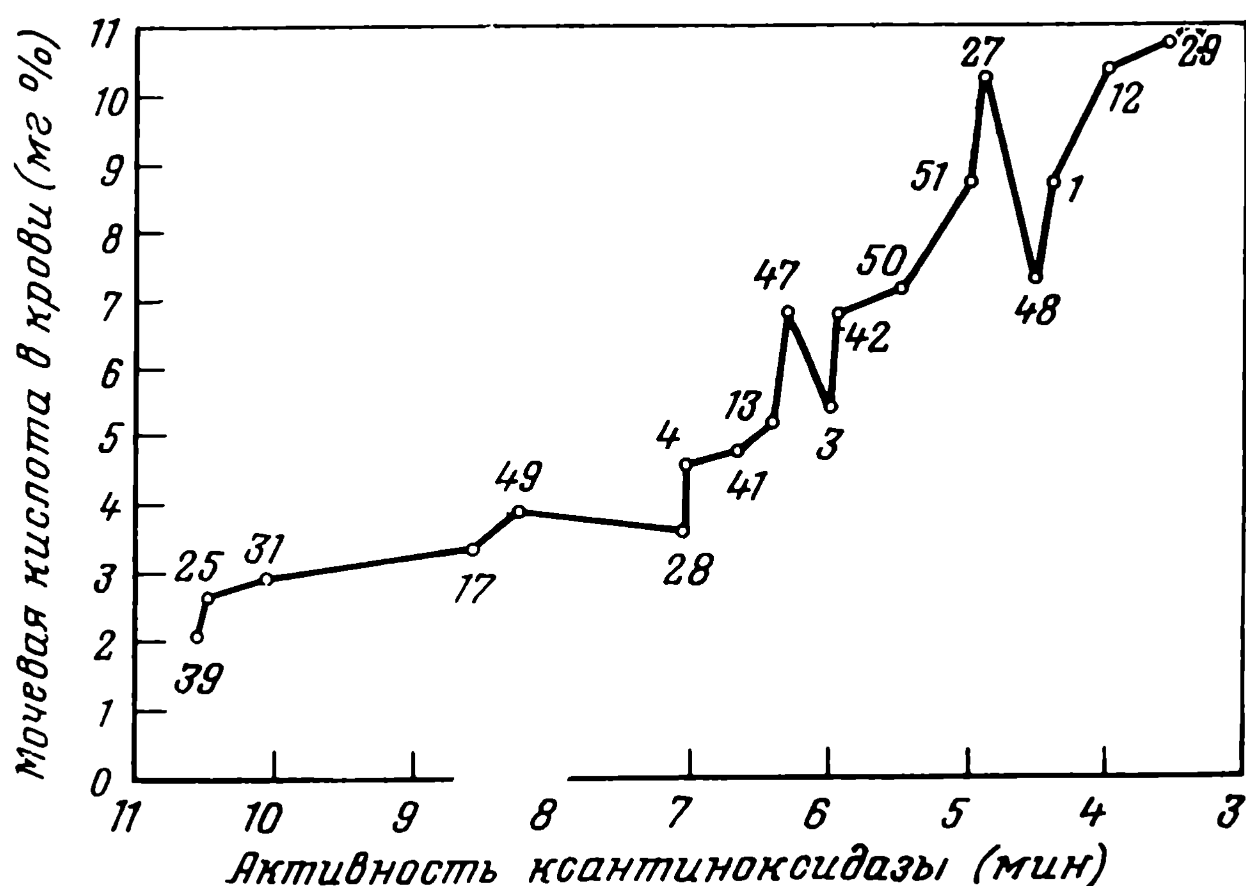


Рис. 102. Содержание мочевой кислоты в крови в зависимости от активности ксантиноксидазы

менно отношение Cu : Mo падает. Графически эта зависимость представлена на рис. 100 и 101. Наблюдаемые на кривых колебания можно объяснить индивидуальными особенностями обмена веществ у различных людей.

Установленная корреляция между повышенным содержанием молибдена в крови, отражающим общее накопление молибдена в организме, и активностью ксантиноксидазы является весьма важной для понимания процессов пуринового обмена в молибденовой провинции.

Нам удалось выяснить, что концентрация мочевой кислоты в крови нарастает вместе с увеличением активности ксантиноксидазы (рис. 102), достигая величины в 10—11 *мг*% против нормы в 3—5,5 *мг*% (Talbott, 1955; Kanabrocki et al., 1957; Zacham-Christiansen, 1957). Из числа

Таблица 73

Содержание мочевой кислоты в крови и моче человека в условиях молибденовой биогеохимической провинции

Район	Объекты исследования	№ выборки	Кровь				
			число случаев	содержание мочевой кислоты, M, *мг* %	±σ	±*m*	t_{1-2}
Молибденовая провинция	Больные	1	17	8,1	1,77	0,43	
	Здоровые	2	35	5,3	2,09	0,35	
	Среднее	3	52	6,2	2,3	0,32	5,1
Контрольный район	Контрольные	4	5	3,8	1,01	0,46	

53 обследованных жителей сел. Анкаван (центр молибденовой провинции) у 30 человек (58,5%) содержание в крови мочевой кислоты было выше 5,5 *мг*% (от 5,5 до 11 *мг*%). В составе крови отражаются изменения пуринового обмена, происходящие в определенных тканях организма. Поэтому обычно хорошо выражена зависимость между содержанием в крови мочевой кислоты и молибдена (рис. 103).

В подавляющем большинстве случаев наличие признаков заболевания подагрой совпадало с повышенным содержанием мочевой кислоты в крови. Установлена средняя зависимость содержания мочевой кислоты в крови от срока жизни в Анкаванской молибденовой провинции: при продолжительности пребывания до одного года — 3,75 *мг*%, от 1 года до 5 лет — 6,4 *мг*% и от 5 лет и более — 6,8 *мг*%. Очевидно, что эти изменения возникают довольно быстро, может быть, уже в течение первого года пребывания в данном районе.

Выделение мочевой кислоты с мочой у исследованных лиц оставалось в основном в пределах нормы, и, как правило, несколько нарастало с увеличением концентрации мочевой кислоты в крови (табл. 73).

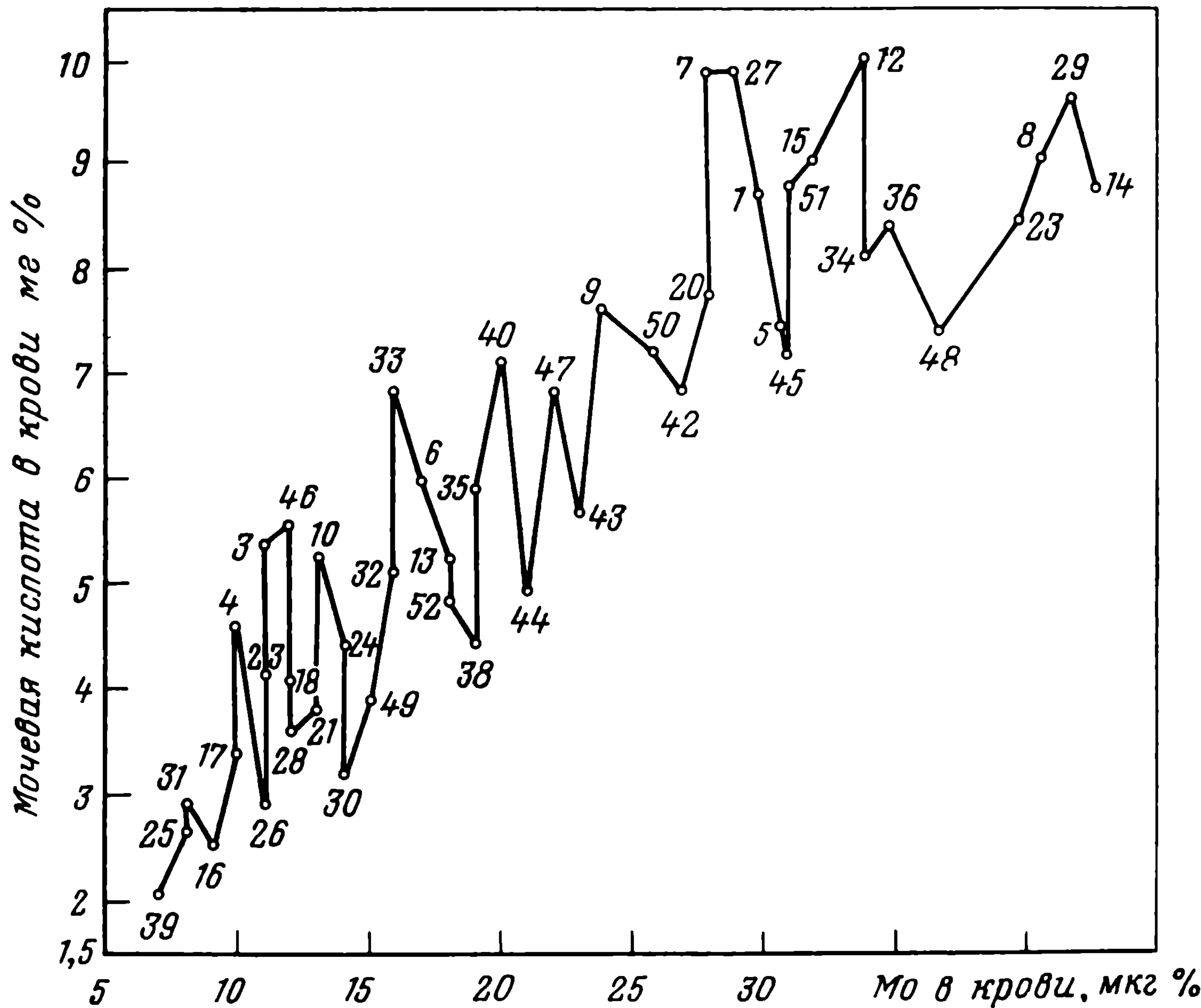


Рис. 103. Зависимость содержания мочевой кислоты от количества молибдена в крови человека

Кровь		Моча						
t_{2-4}	t_{3-4}	число случаев	количество мочевой кислоты M, *мг/сутки*	$\pm\sigma$	$\pm m$	t_{1-2}	t_{2-4}	t_{3-4}
		17	823,8	284,8	67,2			
		34	648,7	233,5	39,6			
2,6	4,4	51	707,0	246,8	42,5	2,2	3,9	4,7
		5	432,1	88,6	40,3			

У животных молибденовый токсикоз излечивается добавками к пище меди, при этом увеличивается выведение из организма молибдена. Вполне вероятно, что и у людей небольшие добавки меди к пище могли бы увеличить выведение молибдена из организма и тем самым предотвратить заболевание. Тем более, что в районах других молибденовых провинций — Каджаранской и Дастакертской, где наряду с высоким содержанием молибдена наблюдается еще более высокое содержание меди, никаких признаков заболевания, напоминающих подагру, не наблюдалось.

Нам удалось проследить до некоторой степени звенья экологической цепи, ведущей от изменения биогеохимических условий внешней среды (относительно высокое содержание молибдена по сравнению с медью) к изменению пуринового обмена в животном организме и возникновению эндемического заболевания типа подагры. Повышенное содержание молибдена в почве приводит к повышению количества этого элемента в организмах растений и животных, а следовательно — в продуктах питания людей, живущих в этом районе. При попадании в организм повышенных количеств молибдена[1] увеличивается активность ксантиноксидазы за счет увеличения ее синтеза, что в свою очередь приводит к образованию повышенного количества в организме мочевой кислоты.

Заметного увеличения мочевой кислоты в тканях животных мы не наблюдали, что, очевидно, объясняется наличием у животных активной уриказы. При попадании в организм значительных количеств молибдена различие в пуриновом обмене человека и животных выявляется в накоплении значительных количеств мочевой кислоты в организме человека.

Наше предположение, что заболевание, наблюдаемое в молибденовой провинции Анкавана, является заболеванием подагрического типа, мы считаем в значительной степени обоснованным, в связи с тем, что оно совпадает с наблюдавшейся клинической картиной заболевания, сходной с клиникой известных случаев подагры (Locke, 1957; Seegmiller, 1957; Пихлак, 1970).

Кроме того, мы наблюдали хорошее совпадение предварительного клинического диагноза «подагра» с высоким содержанием мочевой кислоты в крови. То, что ярко выраженные подагрические узлы наблюдаются лишь у немногих лиц, не противоречит заключению о характере заболевания, так как при подагре накопление уратов часто отмечается и без тофи (Wyngaarden, 1957), особенно в начальной ее стадии.

Увеличение концентрации мочевой кислоты в крови, наряду с повышенным выделением ее, наблюдавшееся при наших исследованиях, согла-

---

[1] Еще более высокое содержание молибдена в пище может вызвать иной эффект и даже снизить активность ксантиноксидазы (данные, полученные Н. Морозовой на крысах в Биогеохимической лаборатории).

суется с мнением тех авторов, которые указывают, что в большинстве случаев и особенно в начале заболевания подагрой почки хорошо выводят мочевую кислоту (Brocner-Mortensen, 1958; Cutman, 1951; Talbott, 1955). Уменьшение экскреции мочевой кислоты является обычно вторичным у подагриков.

Наиболее распространенной теорией, касающейся происхождения подагры, является теория увеличенного синтеза мочевой кислоты (Müller, 1956). Вопрос о характере увеличения концентрации мочевой кислоты при подагре до сих пор остается открытым. Гутман (Gutman, 1951) считает, что подагру вызывают нарушения в ранних процессах синтеза пуринов (например, фосфорилирование нуклеозидов). Другие полагают (Wyngaarden et al., 1958), что при подагре имеет место нарушение синтеза нуклеотидов из простых предшественников (вслед за чрезмерным синтезов пуринов следует быстрое превращение избыточных пуриновых оснований в мочевую кислоту). Но в известной литературе еще не рассматривался вопрос о значении увеличения активности ксантиноксидазы как этиологического фактора подагры (Ковальский, Яровая, Шмавонян, 1961).

На основании изложенного мы считаем возможной причиной подагры повышение содержания молибдена в пище, зависящее от геохимических факторов: содержания и подвижности молибдена в почве. Значительное распространение подагры или подагроподобного заболевания на территории биогеохимической провинции, богатой молибденом, позволяет считать возможным существование эндемической молибденовой подагры.

Можно считать, что увеличение образования мочевой кислоты происходит за счет увеличения активности ксантиноксидазы, тем более что конечное образование мочевой кислоты всегда проходит стадию, катализируемую ксантиноксидазой. Иными словами, как бы ни шел синтез ядра мочевой кислоты до образования гипоксантина, непосредственное образование мочевой кислоты всегда происходит лишь при участии ксантиноксидазы (De Renzo, 1956). Ксантиноксидаза является ферментом, содержащим молибден и медь. Ее синтез зависит от содержания молибдена в организме, что в свою очередь определяется содержанием и соотношением молибдена и меди геохимической среде (см. главу 9).

Наши данные, касающиеся возможного участия молибдена в этиологии эндемической подагры при условии высокого его содержания в пище, лишь указывают на еще одну из возможных, не отмечавшихся в литературе, причин возникновения этого заболевания и в известной мере подкрепляют роль увеличенного образования мочевой кислоты в возникновении подагры.

Глава 16

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ЭНДЕМИЧЕСКОГО ЗОБА

Специфической причиной зобной эндемии является недостаток йода, без которого невозможен биосинтез тиреоидных гормонов. Нормальный обмен йода в щитовидной железе, обеспечивающий организм тиреоидными гормонами, происходит только при определенном содержании йода в пищевом рационе. Так, в опытах на кроликах, находившихся на рационе с низким содержанием йода, было показано, что при подкормке животных возрастающими дозами этого элемента уменьшение веса железы и усиле-

ние синтеза в ней йодных соединений наблюдалось только в пределах определенных доз йода, дальнейшее же увеличение количества его в рационе вызвало повышение веса и снижение синтеза йодных соединений щитовидной железы (см. рис. 7, 8) (Ковальский, Густун, 1966).

Основным источником йода для организма животных и человека является пища и прежде всего растительная. Поэтому в районах, где население и животные получают с пищевыми рационами недостаточное количество йода, вследствие низкого содержания его в среде, возникает эндемическое увеличение щитовидной железы и эндемический зоб.

Большое значение для практических целей имеет определение потребности человека и животных в йоде. Мы считаем, что несмотря на значительные колебания величины потребности в йоде (вид, порода, беременность, лактация, возраст, продуктивность), все же ее можно считать одной

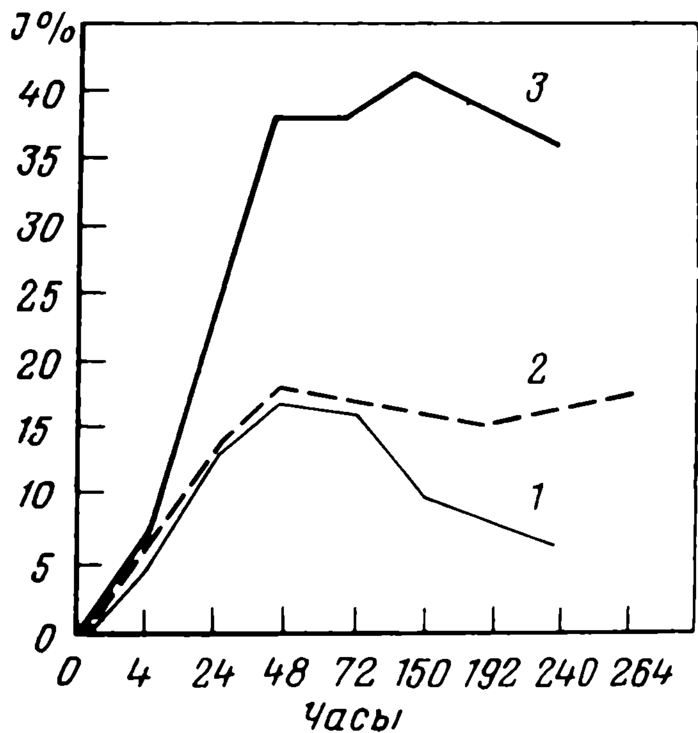


Рис. 104. Сезонные особенности поглощения йод-131 щитовидной железой овцы (провинция эндемического зоба в Марийской АССР)

1 — зима (период лактации); *2* — зима (период суягности); *3* — лето, матка не покрытая. На ординате — активность J-131 щитовидной железы в процентах по отношению к активности введенного J-131, условно обозначенного J %

из характеристик зон и провинций, учитывая адаптацию организмов к уровню содержания йода в среде.

Во всех случаях должны быть учтены в жизни животных периоды возрастающей потребности в йоде, например, у овец в летний период года, когда увеличивается фактическое естественное содержание йода в рационе в 3—4 раза и соответственно увеличивается потребность в нем (на основании определения балансов йода) (Густун, 1960). О сезонных изменениях поглощения йода щитовидной железой можно судить по изменению радиоактивности щитовидной железы после введения в организм одной и той же дозы J-131 в различные периоды года (Нестерова, 1958; рис. 104).

Определение потребности по современным представлениям — один из трудных вопросов биологии. Поэтому делаются попытки использовать для определения потребности в микроэлементах экспериментальные исследования основных физиологических функций данного химического элемента (Ковальский, 1972). Потребность в йоде должна соответствовать его количеству, обеспечивающему основную функцию щитовидной железы — синтез тиреоидных гормонов. При различных биологических состояниях нормального организма взрослого человека (весом 70 *кг*), живущего в местности, где отсутствует эндемический зоб, в щитовидной железе содержание йода изменяется от 5 до 15 *мг*, но чаще около 6—10 *мг*. Так как обновление всего йода щитовидной железы совершается в 30—50 суток, то обычно в одни сутки из железы может выделяться от 120 до 330 *мкг* гормонального йода, который должен быть восполнен. Однако с помощью меченого тироксина и трийодтиронина было показано, что во многих тканях наблюдается появление неорганического йода; это является следствием, по-видимому, тканевого дейодирования. Вместе с тем, исследования энтерогепатального йодного цикла показали, что в печени образуются соединения тиреоидных гормонов с глюкуроновой и серной кислотами; первые выделяются с желчью в кишечник, где под влиянием β-глюкоро-

пидазы гормоны освобождаются и всасываются через систему воротной вены в печень; вторые — конъюгаты, в основном, трийодтиронина с серной кислотой в кишечнике не гидролизуются и, поступая обратно в кровь, образуют циркулирующий гормональный резерв. Этими путями, возможно, и другими из 330 *мгк* гормонального йода, выделенного в течение суток из щитовидной железы, сберегается, по-видимому, до $^1/_3$ йода. Можно считать, что немного больше 200 *мкг* йода является суточной пищевой потребностью взрослого человека, т. е. на 1 *кг* веса тела приходится около 3 *мкг* йода. Эта величина близка к верхней границе потребности. Она приближается к верхней границе содержания йода в суточном рационе в здоровой местности, но в некоторых случаях такое содержание этого элемента может привести к производству излишков гормонов. В здоровом организме существуют физиологические механизмы регуляции уровня йода, причем в этих процессах большая роль принадлежит печени, осуществляющей деградацию излишков гормонов плазмы и регулирующей количество гормонов крови при помощи внутрипеченочной циркуляции их дериватов (Туракулов, 1963). Нижняя вычисленная граница суточной потребности — 120 *мкг* йода — соответствует 1,7 *мкг* на 1 *кг* веса тела или около 1,2 *мкг* с учетом обменного сберегаемого йода. В среднем, потребность человека может быть удовлетворена 2 *мкг* йода на 1 *кг* веса тела в сутки (при весе тела около 70 *кг*). Потребность в йоде увеличивается при биологических нагрузках — росте, беременности, охлаждении.

Самостоятельный интерес представляют биогеохимические подходы к определению потребности в йоде (Ковальский, 1973). Такие подходы особенно важны в связи с тем, что при этом учитывается йодная биогеохимическая пищевая цепь в конкретных условиях определенного субрегиона биосферы — зональной или азональной биогеохимической провинции; последним звеном биогеохимической пищевой цепи в данном случае является реакция организма животного и человека на уровень содержания йода в среде. Первичная реакция в организме должна быть локализована в точке приложения йода к синтезу специфических йодных соединений — гормонов щитовидной железы. При этом должны учитываться клинические признаки — эндемическое увеличение щитовидной железы, эндемический зоб, а также продуктивность сельскохозяйственных животных, способность воспроизводства, иммунобиологические свойства. Все эти критерии могут определенно указывать на удовлетворение йодной потребности. Сравнительное биогеохимическое изучение потребности животных разных видов в йоде в условиях различных местностей показывает, что критическими концентрациями недостаточности или избыточности содержания йода в рационе или в корме служат, соответственно 0,07 (до 0,3) и 1,2 *мг* на 1 *кг* сухого вещества. Эти величины не являются во всех случаях постоянными и могут несколько уменьшаться или увеличиваться, обычно же нижняя критическая концентрация может повышаться, а верхняя — уменьшаться. В пределах же концентраций йода от 0,07 до 1,2 *мг* на 1 *кг* сухого вещества рациона или корма животный организм способен регулировать процессы обмена йода и йодсодержащих соединений. Приведенная схема (рис. 105) зависимости регулирования обмена йода и его соединений от содержания йода в рационе или корме показывает, что границы критических концентраций этого элемента, определенные для различных зональных и азональных биогеохимических провинций, дают наибольший интервал по сравнению с пределами потребности в йоде, установленными зоотехническим изучением вопроса. Все же поражает близость общих границ критических концентраций йода и потребности в йоде. Следует учесть, что по мере понижения этой величины в сторону нижней пороговой концентрации или повышения в сторону верхней — организм может испытывать возрастающие затруднения регуляции процессов обмена веществ.

Рассмотрение геохимической обстановки в областях распространения

эндемического зоба показывает, что она отвечает наиболее низкому уровню йода. Причины дефицита йода в среде связаны с закономерностями миграции его в системе: порода — почва — атмосфера — вода — организм.

Одной из главных причин недостаточности йода в среде следует считать почвенно-климатические условия местности, так как характер почвообразовательного процесса обусловливает силу сорбции йода почвами и различное поглощение его определенными видами растений. Водный режим местности (количество осадков, глубина подземного горизонта воды, степень минерализации и т. д.) также оказывает существенное влияние

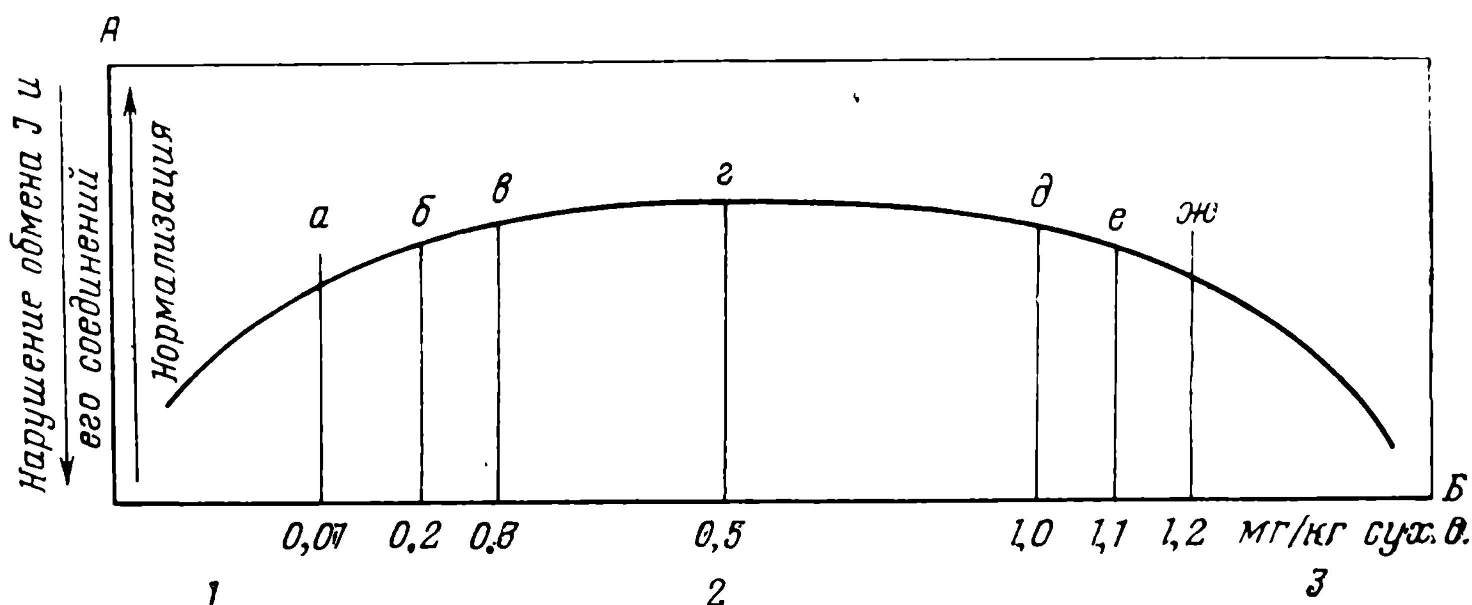


Рис. 105. Схема зависимости регуляции обмена йода от содержания его в рационах или кормах

а—ж — нижняя и верхняя пороговые концентрации, в пределах которых организм может регулировать обмен йода и его содержание (СССР); *б—г* — нижняя и верхняя границы потребности в йоде для млекопитающих (СССР); *в—д* — то же, для птиц (СССР); *г—е* — то же, для птиц (Национальный Совет АН США)

на процессы миграции йода в природе. Содержание йода в воде отражает йодный уровень местности, так как оно указывает на наличие подвижных соединений йода, легко усвояемых растениями, а следовательно и на возможный уровень поступления его в организм животного и человека. Вот почему напряженность зобной эндемии часто коррелирует с низким уровнем йода в поверхностных водах, хотя в общем балансе организма человека йод питьевой воды составляет незначительную величину. Йод атмосферы в балансе организма в континентальных и горных районах играет незначительную роль, тогда как вблизи морей ему может в некоторых случаях принадлежать основное значение. В то же время йод атмосферы, как источник йода для почв, имеет исключительное значение в создании йодного уровня провинции (Виноградов, 1927, 1946).

Наиболее распространен эндемический зоб в горных зонах и равнинных условиях таежно-лесной нечерноземной зоны на территориях главным образом с подзолистыми, подзоло-опесчаненными почвами, часто с элементами заболачивания и торфообразующими процессами, а также в сухостепной пустынной зоне на сероземных, бурых почвах и в поймах рек (рис. 106). Среднее содержание йода в почвах этих зон низкое и соответственно для каждой равно: $2{,}37 \cdot 10^{-4}$% — для горной, $2{,}43 \cdot 10^{-4}$% — для нечерноземной и $3{,}16 \cdot 10^{-4}$ — для сухостепной (Ковальский, Андрианова, 1970). Причем, в подавляющем большинстве образцов этих почв (95,5% — для горных зон, 86,6% — для таежно-лесной нечерноземной зоны и 80,6% образцов почв сухостепной-пустынной зоны) установлена нижняя критическая концентрация йода от следов до 0,0002 — 0,0005%, верхняя же составляет около 0,004%.

В лесостепной, степной, черноземной зоне зобная эндемия представляет исключение — зоб здесь зарегистрирован лишь в поймах рек. Почвы этой зоны содержат в среднем бóльшие количества йода: $4{,}3 \cdot 10^{-4}$% в серых лесных почвах и $3{,}38 \cdot 10^{-4}$% — в черноземных.

Следовательно, географической мозаичности содержания йода в почвах соответствует и интенсивность распространения эндемического зоба.

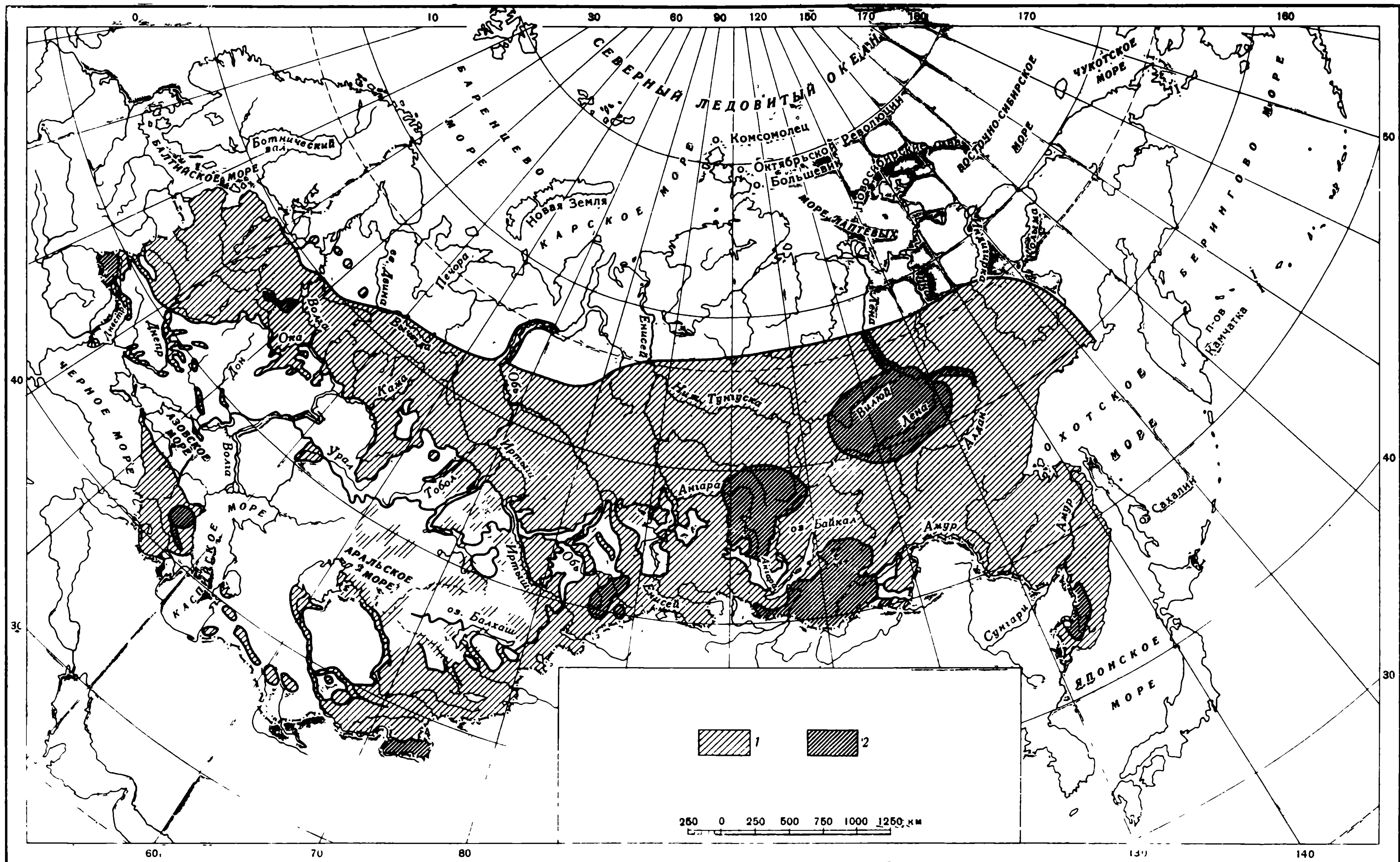


Рис. 106. Карта эндемического зоба в СССР

1 — эндемический зоб встречается, *2* — эндемический зоб распространен

Однако было замечено, что не всегда наблюдается соответствие между низким уровнем йода в среде и напряженностью зобной эндемии. Было установлено, например, что эндемический зоб встречается и в местах, обеспеченных йодом, например, в Алма-Атинской обл. (Айдарханов и др., 1969). Кроме того, болезнь никогда не возникает одновременно у всех организмов, обитающих в эндемических очагах. И, наконец, йодная терапия уменьшает частоту заболевания, но не устраняет его полностью.

Стало очевидным, что признание ведущей роли йодной недостаточности в возникновении эндемического увеличения щитовидной железы или зоба не исключает существования и других этиологических факторов. Был установлен ряд дополнительных факторов: нейрогуморальных, санитарно-гигиенических, генетических, пищевых, струмогенных, социально-бытовых, климатических, токсико-инфекционных, которые могут прямо либо косвенно воздействовать на функцию щитовидной железы или ее регулирующие системы. Поэтому в различных районах распространения эндемического зоба чувствительность организма к йоду, а, следовательно, и реакция на его недостаток, определяется не только порядком содержания йода во внешней среде, но может зависеть также от всех указанных факторов.

Развитие исследований в области геохимической экологии позволяет высказать предположение о возможном существовании вторичных геохимических факторов зоба, которые через питание могут влиять на обмен йода в организме. В настоящее время стало очевидным, что йодные биохимические пищевые цепи в природных условиях не изолированы от других макро- и микроэлементов. Взаимодействие йода с определенными концентрациями других элементов среды может изменить величину критической концентрации йода, и тем самым обусловить своеобразие патологического нарушения йодного обмена в различных геохимических условиях.

В. В. Ковальским и Р. И. Блохиной (1963) начато недавно изучение этиологической роли вторичных геохимических факторов в механизме эндемического нарушения обмена йода. Поэтому многие вопросы этой области находятся еще в стадии разрешения.

Одним из путей изучения этой проблемы является установление корреляции между содержанием химических элементов в среде и зобом (Ковальский, Блохина, 1972). Впервые такая коррелятивная зависимость была установлена в 1953—1954 гг. в эндемических по зобу районах Ярославской обл. (Ковальский, 1957, 1960; Ковальский, Блохина, 1963). Было показано, что высокая напряженность эндемии в области коррелирует не только с дефицитом йода, но и с низким содержанием кобальта в биогеохимической пищевой цепи. Низкое содержание йода и кобальта прежде всего связано с почвенно-климатическими условиями региона биосферы — таежнолесной нечерноземной зоны, в состав которой входит Ярославская обл. Преимущественность подзолообразовательного процесса в сочетании с преобладанием осадков над испарением создают в этой зоне условия для активной миграции химических элементов и выноса их из почв, либо их прочной фиксации: йода органическим веществом (например, в торфах), а кобальта в ортштейнах. Установленное нами в почвах Петровского района Ярославской обл. среднее содержание йода ($1{,}2 \cdot 10^{-4}\%$) и кобальта ($5{,}2 \cdot 10^{-4}\%$) и соответственно в растениях ($1{,}1 \cdot 10^{-5}\%$ и $0{,}86 \cdot 10^{-5}\%$) является близким к нижней границе критической концентрации этих элементов в почвах и растениях, т. е. к такой концентрации, при которой у наибольшего числа особей проявляется реакция на недостаток этих элементов в среде. Действительно, в этом районе, по данным районной противозобной комиссии, эндемическое увеличение щитовидной железы было зарегистрировано у 71% населения. В этом же районе было обнаружено 84% овец с увеличенной щитовидной железой.

Такая же зависимость распространения зоба от низкого содержания йода и кобальта установлена в расположенной среди заболоченных и

торфяных почв Марийской АССР (Хакимова, 1957). Многолетние исследования, проведенные кафедрой гигиены Казанского мединститута под руководством профессора В. В. Милославского, показали, что геохимическая обстановка проявления зобной эндемии в этой республике характеризуется не только дефицитом в среде йода и кобальта (содержание йода в почвах $1{,}2 \cdot 10^{-4}$%, в растениях $0{,}3—3{,}2 \cdot 10^{-5}$%, кобальта соответственно — $2{,}1 \cdot 10^{-4}$% и $1{,}0 \cdot 10^{-6}$%), но и избытком марганца (в почве — $9{,}4 \cdot 10^{-2}$; Сб. Научн. работ Казанск. мед. ин-та, 1957; Камчатнов, 1959; Хакимова, Тазетдинова, 1963).

В Амурской обл. наиболее поражены зобом центральные районы, расположенные в бассейне р. Зеи, где распространены подзолистые, подзолисто-болотные, болотные почвы, характеризующиеся избыточным увлажнением и высоким уровнем стояния грунтовых вод. Таким образом, и здесь климат и почвообразовательный процесс способствуют выщелачиванию или захвату йода органическим веществом торфа (Точилин, 1968; Острогалов, 1968). Эти же районы характеризуются относительно повышенным содержанием в среде стронция (Ковальский, 1957; Самарина, 1960). У сельскохозяйственных животных в бассейне р. Зеи наблюдается частое увеличение щитовидных желез, особенно у телят.

В зоне подзолистых почв находятся также и сибирские очаги эндемического зоба.

Приангарский очаг характеризуется высоким содержанием в среде марганца, кальция, а также нарушенным соотношением Sr : Ca — 0,01 — в зобных районах и 0,06 — в «незобных» (Дымшиц, Петухина, Попков, 1963).

Своеобразие зобной эндемии в Томской обл. заключается в том, что она протекает в условиях йодной недостаточности, которой сопутствует недостаток меди (в почве $1{,}8 \cdot 10^{-4}$%, в растениях $1{,}9—3{,}3 \cdot 10^{-4}$%) и избыток марганца (Савина, 1967).

Таким образом, в различных районах таежно-лесной нечерноземной зоны распространение эндемического зоба совпадает не только с недостатком йода в среде, но и с избытком или недостатком таких химических элементов, как кобальт, марганец, медь, кальций, стронций.

В регионе биосферы — сухостепной, полупустынной и пустынной зоне особенно яркое проявление эндемического зоба наблюдается у людей и сельскохозяйственных животных в поймах рек, где действие йодной недостаточности (близкое к нижней пороговой границе — в почвах $0{,}46—0{,}72 \cdot 10^{-4}$%, в растениях $0{,}39 \cdot 10^{-6}$%) проявляется на фоне повышенного содержания в среде марганца (в почве относительно повышенное — $1{,}2 \cdot 10^{-1}$, в растениях высокое — $2{,}0 \cdot 10^{-2}$%) и стронция (в почве — $3{,}5 \cdot 10^{-2}$, в растениях — $9{,}2 \cdot 10^{-3}$%) (Чуйская долина Кирг. ССР), марганца и кальция (долина р. Зеравшан), кальция и стронция (Вахшская долина Тадж. ССР) (Шалаев, 1960, 1963; Турмамбетов, Качеков, 1966; Бердиев, Пушкарев, Товмасян, 1966; Ковальский и др., 1968; Егоров, Старкова, Пушкарев, Бердиев, 1966; Ризаев, 1966).

Наибольшая напряженность зобной эндемии отмечена в горных зонах. Почвы этих зон сильно выщелочены и отличаются наименьшим содержанием йода, что определяет низкое накопление йода в водах, растениях, а следовательно и в организмах животных и человека. Причем в условиях горных зон, как это было установлено многими исследователями, действие йодной недостаточности проявляется на фоне различных концентраций и соотношений ряда химических элементов в среде. Так, в Алтайском крае отмечена корреляция распространения эндемического зоба с недостатком йода (в почве — $1{,}9 \cdot 10^{-4}$%, в растениях — $3 \cdot 10^{-7}$%), в некоторых случаях меди и кобальта (Коломийцева, 1961 а, б; 1963).

В различных районах Прикарпатья геохимическим фоном, на котором проявляется действие йодной недостаточности, является избыток цинка (почва — $4{,}6 \cdot 10^{-2}$%, растения — $4 \cdot 10^{-2}$%) и, одновременно, недостаток

кобальта (почва — $2,4 \cdot 10^{-4}$, растения — $6 \cdot 10^{-6}\%$ (Черновицкая обл.), высокое содержание хрома, кальция, марганца при недостатке брома (Львовская обл.), в Станиславской области дефициту йода (в почве $7,5 \cdot 10^{-5}$, в растениях — $4,7—7,9 \cdot 10^{-6}\%$) сопутствует иногда низкий уровень марганца и обычно кобальта в среде (Баштан, 1959; Ковалев, 1959, 1959 б, 1960; Антонов, 1954, 1958, 1959; Савченко, 1961; Собко, Казаков, 1959; Турецкая, 1959, 1966; Мещенко, Алексик, Котелянская, 1959; Мещенко, Котелянская, 1963; Алексик, 1963; и др.)

В Азербайджанской ССР зоб средней тяжести зарегистрирован в районах йодной (в почве $2,4—6,3 \cdot 10^{-4}$, в растениях $0,07—0,2 \cdot 10^{-5}\%$) и кобальтовой (почвы $4,2—8 \cdot 10^{-4}\%$, растения $1,1 \cdot 10^{-5}\%$) недостаточности (Мамедзаде, 1967; Гюльахмедов, Кулиев, 1966; Гаджиев, 1968).

Эндемические по зобу районы Забайкалья характеризуются низким содержанием в среде йода, а также меди, никеля и цинка (Айнгорн, 1963; Айнгорн, Чарторижская, 1966).

В Приморском крае эндемия зоба проявляется в сложных геохимических условиях, которые, с одной стороны, характеризуются большим привносом йода атмосферой с океана, с другой — интенсивным вымыванием его из кислых слабогумусированных подзолистых почв. Звенья биогеохимической пищевой цепи в Приморье обеднены йодом (почвы — $1,2 \cdot 10^{-4}\%$), а также и кобальтом (почвы $1,4 \cdot 10^{-4}$, растения $1,2 \cdot 10^{-6}\%$), медью (почвы $4 \cdot 10^{-4}\%$), частично молибденом (почвы $1 \cdot 10^{-4}$, растения $3,6 \cdot 10^{-4}\%$) и несколько обогащены марганцем (Гуревич, 1962; Гуревич, Малютина, 1962; Гуревич, Хмелева, Кузнецова, 1962; Прехтель, 1966).

Большой интерес представляет ртутная биогеохимическая провинция Горно-Алтайской автономной области, которая в отличие от других мест Горного Алтая характеризуется более высоким уровнем йода в среде, несмотря на это зобная эндемия здесь достигает средней тяжести (Егоров, 1967; Коломийцева, 1961). Трехлетняя йодная профилактика зоба снизила заболеваемость на Алтае на 24,2%, однако в населенных пунктах, расположенных в пределах ртутной провинции, та же профилактика не дала эффекта. Это позволило авторам высказать предположение, что усиление зобной эндемии в этих условиях связано с избыточным поступлением в организм ртути (в воздухе 3,2 *мг/м*^{3}, в молоке — 0,04 *мг/л*, в воде — 0,012 *мг/л*).

В регионе биосферы — лесостепной, степной и черноземной зоне 77,6% всех исследованных образцов почв не обеспечены йодом (Ковальский, Андрианова, 1970). Однако эндемический зоб в этой зоне встречается только в поймах рек. По-видимому, здесь действие йодной недостаточности на организм не проявляется благодаря сбалансированности в почвах черноземной зоны йода с кобальтом, медью, марганцем, стронцием (табл. 74).

Таким образом, рассмотрение коррелятивных зависимостей позволяет прийти к выводу, что геохимическая обстановка в районах зобной эндемии может быть самой разнообразной и характеризоваться не только йодной недостаточностью, но и нарушением содержания и соотношения в среде ряда химических элементов.

Однако установление коррелятивной связи зоба с тем или иным химическим элементом еще не является доказательством участия его в этиологии и патогенезе этого заболевания. Подобно тому, как первостепенная роль йода в возникновении эндемического зоба окончательно была доказана только после установления необходимости его для синтеза тиреоидных гормонов, так и значение любого другого химического элемента можно будет считать доказанным только при установлении участия и выявления точек приложения его в метаболизме йода.

Из опубликованной по этому вопросу литературы наиболее убедительные результаты в настоящее время получены пока относительно двух химических элементов — кобальта и марганца.

Таблица 74

Обеспеченность почв различных регионов биосферы микроэлементами
(по данным Ковальского, Андриановой, 1970)

Регион биосферы — биогеохимическая зона	Процент исследованных образцов			
	с недостаточным количеством йода	с содержанием микроэлементов в пределах нормальной регуляции функций организма		
		Co	Cu	Mn
Таежно-лесная нечерноземная	86,6	25,9	27,2	71,9
Лесостепная, степная, черноземная	77,6	68,7	75,8	70,9
Сухостепная, полупустынная и пустынная	80,6	47,7	85,5	77,7

Исследования по изучению возможной роли кобальта в возникновении эндемического нарушения функции щитовидной железы проводились в «зобных» районах Ярославской обл. в условиях естественного недостатка йода и кобальта в среде (Ковальский, Блохина, 1963). Оказалось, что щитовидные железы животных (крыс и овец), которые длительное время находились на кормах с низким содержанием йода и кобальта, характеризуются высоким (данные по крысам) абсолютным (28 *мг*) и относительным (16) весом. В микроструктуре этих желез преобладают мелкие и средние фолликулы (средний диаметр их составляет 44,1 *мк*), эпителий в основном кубический (средняя высота его — 5,1 *мк*), просвет фолликул заполнен вакуолизированным коллоидом, интерфолликулярная ткань развита (табл. 75).

Впервые примененный в условиях эндемии для оценки функции щитовидной железы радиоаутохроматографический анализ позволил установить, что железы этих животных характеризуются высоким содержанием свободных йодированных соединений и это служит прямым показателем их гормональной активности.

Таблица 75

Характеристика щитовидных желез крыс в зависимости от содержания йода и кобальта в рационе

Йод и кобальт в рационе	Вес щитовидных желез		Гистологические показатели	
	абсолютный, в *мг*	относительный (отношение веса щитовидной железы и 100 *г* веса тела)	высота фолликулярного эпителия, в *мк*	диаметр фолликул, в *мк*
I. Недостаток J и Co (контроль)	28 * / 18—59	16 / 10—29	5,11 / 3—8	44,08 / 13—95
II. Добавка Co при недостатке J	30 / 18—50	15 / 9—21	7,79 / 4—14	33,34 / 10—77
III. Добавка J при недостатке Co	14 / 10—20	9 / 6—13	2,87 / 2—4	60,70 / 23—138
IV. Добавка J и Co	17 / 7—22	10 / 6—13	2,89 / 1—5	55,23 / 23—123

* Числитель — среднее, знаменатель — пределы колебаний.

Таким образом, недостаточное потребление йода и кобальта вызывает активное функционирование щитовидных желез, которое направлено на обеспечение организма животных тиреоидными гормонами. Другими словами, одновременный недостаток йода и кобальта усиливает оба компенсаторных механизма щитовидной железы: разрастание железистой ткани и ее синтезирующую способность.

Добавка физиологических доз кобальта к этому недостаточному по йоду и кобальту рациону не изменяет веса железы (30 *мг* — абсолютный вес, 15 — относительный), но вызывает определенные гистологические изменения: размер фолликул уменьшается с 44,1 до 33,1 *мк*, а высота эпителия возрастает с 5,1 до 7,8 *мк*. Одновременно, под влиянием кобальта, сильно разрастается интерфолликулярная ткань и повышается степень вакуолизации коллоида. Биохимические процессы в этих щитовидных железах, если судить по самому высокому нахождению в них свободных йодированных соединений, также усиливаются под влиянием кобальта (Ковальский, Блохина, 1974).

Следовательно, при недостатке йода добавки кобальта активируют деятельность железы, не изменяя ее веса. Это дает основание считать, что кобальт усиливает только один из компенсаторных механизмов, а, именно, ее синтезирующую способность, в итоге чего синтез тиреоидных гормонов может нормализоваться даже при недостаточном поступлении в организм йода, хотя размер железы при этом остается увеличенным.

В связи с изложенным понятны случаи угнетения функции щитовидной железы большими дозами кобальта (Шаркевич, 1956; Вержиковская, Швайко, 1959; Галахова, 1959), длительное введение которых, по-видимому, не только усиливало гормоногенез, но привело к сильному разрастанию и патологическому перерождению ткани железы.

Нормирование содержания йода в рационе при естественном недостатке йода и кобальта вызывает иное изменение в щитовидной железе. Вес железы уменьшается при этом почти вдвое (абсолютный вес — 14 *мг*, относительный — 9), размер фолликул возрастает с 44,1 до 60,7 *мк* по диаметру, высота эпителия уплощается с 5,1 до 2,9 *мк*, просвет фолликул заполнен густым, невакуолизованным, часто с трещинами, коллоидом, интерфолликулярная ткань почти отсутствует. Одновременно уменьшается и содержание в железе свободных йодированных соединений

Содержание йодированных соединений J-131 в бутаноловом экстракте щитовидных желез (в % от контроля)

неидентифицированное соединение	монойодгистидин	йодиды	монойодтирозин	дийодтирозин	тироксин + + йодтиронины
100	100	100	100	100	100
134,6	122,1	126,8	116,6	126,5	124,5
93,3—159,6	71,6—146,7	95,9—161,0	80,8—137,8	100—162,5	111—162
57,3	40,1	63,5	48,5	46,7	67,3
13,4—72,9	15,9—73,4	29,6—99,1	21,4—75,2	22,6—69,7	46,7—92,9
70,3	61,3	76,8	44,8	62,8	58,3
40,9—69,1	33,5—91,6	22,7—145,5	20,8—88,5	28,3—117,3	41,9—71,4

(в среднем на 44% по сравнению с контролем). Все эти изменения, которые возникли в щитовидной железе под влиянием добавок йода, свидетельствуют о снижении ее функциональной активности.

Одновременное нормирование содержания йода и кобальта в рационе крыс, если судить по тем же признакам — вес, гистология и радиоауто-хроматографический анализ бутаноловых экстрактов железы, снижают функциональную активность щитовидной железы так же, как и один йод, но в значительно меньшей степени. Отсюда следует, что тиреоидная активность зависит не только от абсолютного количества йода и кобальта, но и от соотношения этих элементов в питании животных.

Выявленные закономерности дают основание считать, что эндемическое нарушение функции щитовидной железы у организмов, обитающих в биогеохимических провинциях с низким содержанием йода и кобальта, зависит не только от содержания йода и кобальта, но и от соотношения этих элементов в геохимической среде.

Такой же вывод следует и из работы В. В Ковальского и М. И. Густуна (1966), которыми были установлены зональные различия в содержании йодидов, йодтирозинов и йодтиронинов в щитовидных железах овец из различных биогеохимических провинций. Было показано, что в

Таблица 76

Вес и размеры щитовидных желез овец

Область	Количество исследованных желез	Вес (*г*)	Длина, *см*	Ширина, *см*
Воронежская	150	0,99 * / 0,29—2,37	2,6 / 1,3—4,3	1,0 / 0,5—1,8
Калужская	106	2,07 / 0,35—4,62	3,0 / 1,1—5,2	1,1 / 0,7—2,0
Ярославская	80	2,21 / 0,60—3,70	3,1 / 1,6—4,2	1,1 / 0,6—2,0

* Здесь и в след. таблице числитель — среднее, знаменатель — пределы изменений.

Таблица 77

Хроматографическое разделение йодированных соединений щитовидной железы [1]

Область	Количество определений	Содержание в условных единицах [2]		
		Йодиды	Йодтирозины	Йодтиронины + + тироксин
Воронежская	12	423 * / 350—492	476 / 350—676	41 / 5—100
Калужская	12	282 / 150—357	314 / 217—594	27 / 25—28
Ярославская	12	146 / 72—250	353 / 146—513	следы

[1] Определение йодированных соединений щитовидной железы производили с помощью церий-арсенитного метода.

[2] Условная единица получена при умножении длины окружности пятна на хроматограмме, измеренной курвиметром, на показание миллиамперметра при измерении флюоресценции этого же пятна фотоэлементом.

провинциях, бедных йодом и кобальтом (Ярославская и Калужская области), щитовидные железы овец характеризуются бо́льшим весом и размерами и более низким содержанием йодных соединений, чем железы овец из черноземных районов Воронежской обл., входящей в состав черноземной биогеохимической зоны (таблицы 76, 77). При этом наблюдаются закономерные изменения химического состава щитовидных желез (табл. 78). Содержание йода в различных органах и тканях у овец также отражает йодный уровень местности (табл. 79).

Комплексный подход к оценке функциональной деятельности щитовидной железы позволил нам не только установить несомненное влияние кобальта на железу, но и подойти к важнейшему вопросу — точке приложения его в механизме гормоногенеза.

Согласно современным данным, биосинтез тиреоидных гормонов в щитовидной железе представляет собой цепь последовательных ферментатив-

Таблица 78

Химический состав щитовидных желез [1]

Область	Содержание (среднее и пределы колебаний)							
	йода		кобальта					
					связанное с витамином B_{12}		неизвестных соединений	
	количество исследованных желез	*мг* %	количество исследованных желез	*мкг*	*мкг*	в % от всего кобальта	*мкг*	в % от всего кобальта
Воронежская	12	214,29 94,35—300,40	6	6,6 4,8—8,2	0,22	3,3	6,38	96,7
Калужская	12	112,91 72,35—181,54	5	3,8 2,8—5,6	0,049	1,3	3,75	98,7
Ярославская	12	95,75 65,72—139,82	6	3,0 2,1—4,3	0,031	1,0	2,97	99,0

[1] Йод определяли методом йодометрического титрования с гипосульфитом; витамин B_{12} — микробиологическим методом с E. coli; кобальт — с помощью нитрозо-R-соли.

Таблица 79

Содержание йода в мкг % в различных органах и тканях овец (от 2,5 до 3-летнего возраста); Центральная нечерноземная зона (Густун, 1956)

Органы, ткани	Горьковская обл., Кстовский р-н	Ивановская обл., Шуйский р-н	Ярославская обл.	
			Борисоглебовский р-н	Петровский р-н
Кровь	7,7	5,6	4,9	3,3
Шерсть	25,4	38,1	29,8	12,2
Кожа	1,8	2,3	1,6	0,8
Селезенка	12,9	8,7	—	2.5
Почки	3,4	3,9	—	2,1
Печень	7,2	3,9	2,2	2,0
Мышцы	5,7	3,7	2,8	2,0
Сердце	0,6	1,3	0,8	0,35
Легкие	11,8	7,5	4,1	3,2
Желчь	4,9	1,4	0,8	—
Мозг костный	3,2	3.3	1,2	—

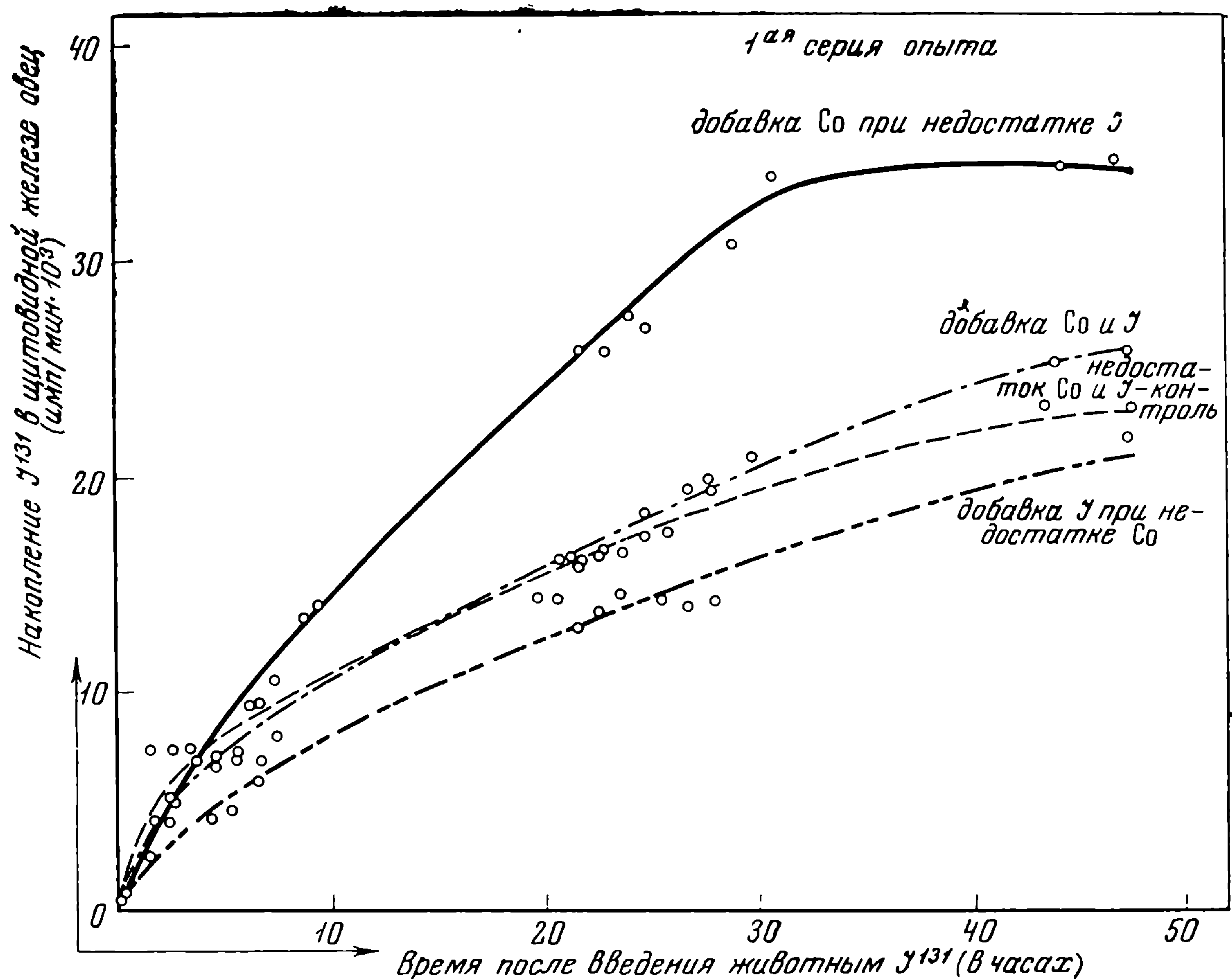


Рис. 107. Накопление J-131 в щитовидных железах овец в зависимости от содержания йода и кобальта в рационе

ных превращений соединений йода: от йодидов плазмы к молекулярному йоду в железе, через моно- и дийодтирозины к йодитронинам и тиреоглобулину, а затем к секреции в кровь свободных йодированных компонентов, освободившихся при гидролизе этого белка. По данным радиоаутохроматографического анализа кобальт, повышая содержание в железе свободных йодированных соединений, в то же время снижает содержание коллоида в фолликулах, как это видно из результатов гистологических исследований. Йод в этих же условиях оказывает обратное действие — он способствует накоплению коллоида и снижает уровень свободных йодированных соединений в железе. Это позволяет высказать предположение, что кобальт при недостатке йода, действуя на одну или несколько стадий гормоногенеза, вызывает сдвиг равновесия в циклическом процессе гормоногенеза в сторону протеолитического расщепления тиреоглобулина. Йод же, по-видимому, оказывает противоположный эффект, способствуя синтезу тиреоглобулина. Одной из вероятных точек приложения кобальта в механизме гормоногенеза, очевидно, можно считать первую стадию его — захват йода железой. На это указывает высокая фиксация J-131 (рис. 107) щитовидной железой под влиянием кобальта (Ковальский, Блохина, 1963; Ковальский, Густун, 1966; Новикова, 1963 а, б; 1964).

Однако чтобы придти к окончательному выводу относительно места кобальта в механизме биосинтеза тиреоидных гормонов, необходимы дальнейшие исследования.

Исследованиями В. В. Ковальского и З. Н. Ризаева (1966) было выяснено, что как недостаток, так и избыток марганца способствуют увеличению веса и тормозят синтез йодированных соединений щитовидной железы. В опытах на овцах было показано, что при естественном дефиците йода в питании, марганец в определенных количествах необходим для нормального синтеза тиреоидных гормонов.

Результаты этих исследований позволяют в известной мере объяснить, почему усиление зобной эндемии наблюдается как в провинциях с высо-

ким содержанием марганца при низком уровне йода (Иркутская обл., Марийская АССР, Приморский край, Средняя Азия, Прикарпатье, Томская обл.), так и в провинциях, где дефициту йода сопутствует недостаток марганца (Черновицкая, Станиславская и Ивановская области).

В связи с этим заслуживают внимания исследования, проводимые Е. П. Егоровым (1966) в естественных условиях провинции, где избыток марганца при недостатке йода сопровождается еще и высоким содержанием в среде кальция (в долине р. Зеравшан, Узбекистан). Было известно, что у животных, обитающих в этих условиях, скорость выделения в кровь тиреоидных гормонов из щитовидной железы выше, чем у тех же животных из районов, свободных от зоба.

Другим путем, который позволяет подойти к анализу установленной причинности коррелятивных связей, является изучение изменений в морфологическом строении щитовидной железы в зависимости от избытка или недостатка химических элементов в естественной среде.

О. В. Николаев (1932) обратил внимание на то, что зоб микрофолликулярного строения чаще встречается в высокогорных районах, обедненных кальцием, а макрофолликулярный зоб чаще распространен в долинах, где воды сильно обогащены кальцием. В подтверждение этого наблюдения был поставлен эксперимент на крысах и мышах в условиях местности, свободной от зоба (Москва) и в условиях очага зоба (Златоуст) (Николаев, Лебедева, 1935). Было установлено, что избыток кальция в диете животных при недостатке йода вызывает гиперплязию, увеличение высоты фолликулярного эпителия, разжижение и усиленный отток коллоида из железы. На основании этих данных кальций О. В. Николаевым был отнесен к факторам, усиливающим зобную эндемию.

В зобных районах Таджикской ССР (Вахшский и Кулябский районы), где действие йодной недостаточности проявляется, как это было сказано выше, на фоне повышенного содержания в среде кальция и стронция, в гистологическом строении щитовидных желез животных обнаружены отчетливо выраженные струмоидные изменения, характерные для коллоидного зоба. В некоторых случаях отмечены морфологические изменения, характерные для диффузного и узлового зоба (Бердиев, Пушкарев, Товмасян, 1966).

Для зобных районов Забайкалья (Читинская обл.) показано, что низкое поступление в организм животных йода, меди, цинка, никеля и хрома сопровождается изменением морфологической структуры их щитовидных желез, а именно: позднее созревание паренхимы, асимметрия долей, возникновение аденом и кист (Айнгорн, 1963; Айнгорн, Чарторижская, 1966).

В высокогорных условиях Кочкорской долины, одного из районов зобной эндемии Киргизии, прослежена реакция щитовидных желез овец (по морфологическим показателям) на избыточное поступление в организм марганца и стронция на фоне дефицита йода (Турмамбетов, Качекова, 1966). Щитовидные железы этих животных находятся в малоактивном состоянии, на что указывает средний размер фолликул, плоский эпителий, густой невакуолизированный коллоид.

Рассмотренные примеры изменений морфологического строения тиреоидной ткани под влиянием различных химических факторов среды несомненно являются важным показателем существования связи между геохимической средой и функционированием щитовидной железы. Тем не менее требуется большая осторожность при интерпретации этих данных, так как исследования показывают, что морфологическое строение щитовидной железы не всегда соответствует ее функции. Например, было выяснено, что дополнительное введение в рацион животных солей кобальта (при недостаточном содержании его и йода в питании) вызывает значительное усиление функции щитовидной железы, хотя размеры железы и даже ее гистологическое строение (последнее относится к железам

овец, постоянно обитающих в условиях среды, бедной йодом и кобальтом) при этом не изменяются (Ковальский, Блохина, 1963).

Определенный интерес представляют данные относительно наличия связи между функциональным нарушением щитовидной железы и содержанием в ее ткани наряду с йодом и других химических элементов. Так в зобноизмененных железах жителей Иркутской обл. установлено повышенное содержание хрома — 0,021 (Сорокина, Павлюченкова, 1963) и марганца — 0,94 *мг*% на сухое вещество (Петров, Алябьев, Дмитриченко, 1966), причем особенно много марганца содержали железы при коллоидном зобе — до 9,5 *мг*%.

В некоторых районах Томской обл. у больных зутиреидным зобом наряду с повышенным содержанием марганца в ткани щитовидной железы обнаружены большие количества меди — 2,4—4,9 · 10^{-4}% на сухое вещество (Савина, 1966, 1967).

В Зейской долине Амурской обл. при диффузной форме зоба в тиреоидной паренхиме найдены высокие концентрации марганца (0,39—1,3 *мг*% на сухое вещество; Гоголев, 1962).

Щитовидные железы больных эндемическим зобом жителей прикарпатских областей характеризуются высоким содержанием кобальта — 74 *мкг*% и одновременно пониженным — марганца — 3,8 *мг*% (на золу) и цинка на сухое вещество — 0,53% (Ковалев, 1959 а, б, 1960). В Ивано-Франковской обл. щитовидные железы больных содержали много меди — 26,7 *мкг*% и цинка — 49,0 *мкг*% на сырое вещество при малом количестве свинца, хрома ($n \cdot 10^{-5}$%) и марганца, алюминия (соответственно $n \cdot 10^{-4}$ и $n \cdot 10^{-3}$%, Антонов, 1958, 1959).

Щитовидные железы больных из Горно-Алтайского эндемического очага, по данным М. Г. Коломийцевой (1961), при низком содержании йода накапливали большие количества кобальта.

Таким образом, приведенные данные показывают, что в различных геохимических условиях нарушение деятельности щитовидной железы сопровождается изменением ее химического состава. Однако в настоящее время еще трудно дать объяснение этому интересному факту. Тем не менее это является еще одним фактом, доказывающим неслучайность коррелятивной зависимости распространения эндемического зоба от химического состава среды.

Многое для понимания роли того или иного химического элемента в этиологии эндемического нарушения йодного метаболизма могли бы дать экспериментальные исследования. Однако таких исследований еще мало и результаты их часто противоречивы. Так по вопросу о влиянии кобальта на функцию щитовидной железы одни исследователи на основании экспериментов пришли к выводу, что кобальт подавляет деятельность железы (Шаркевич, 1956, 1963; Шостко, 1959; Галахова, 1959; Штейнберг, Кусевицкий, Аксик, Аболынь, 1961), другие — установили, что нарушение функции железы возникает при недостатке кобальта в диете (Ковальский, 1957; Малашкайте, 1957; Ковальский, Блохина, 1963; Ковальский, Густун, 1966, 1966а; Новикова, 1963). В то же время ряд исследователей (Jaimet, Thode, 1955; Holly, 1955) не обнаружили никакого действия кобальта на щитовидную железу. Такие результаты исследований зависят от применения мало обоснованных, иногда сильно завышенных, доз кобальта и от игнорирования геохимической обстановки, привычной для жизни данных животных организмов.

В. М. Гордиенко (1959, 1961) в опытах на крысах, которым подкожно в течение месяца вводили по 0,03 *г* NaBr, наблюдал струмогенное действие брома: в щитовидной железе и периферической крови снизилось содержание тироксина (определено по йоду, снизилось поглощение J-131 железой, усилилась резорбция коллоида, набухли клетки тиреоидного эпителия. Э. С. Турецкая (1966), использовав дозы брома 7,5; 49,0 и 75,0 *мкг* на 100 *г* веса крысы, пришла к выводу, что нормирование

содержания брома в рационе животных усиливает поглощение йода щитовидной железой и нормализует ее деятельность.

Можно привести и другие примеры влияния того или иного элемента на течение экспериментального зоба. Однако оценка этих данных затруднительна, так как при выборе доз, применяемых в экспериментах, не всегда учитывается содержание йода и других химических элементов в естественных рационах и адаптация организма к недостатку йода и сбалансированности его с другими элементами. Кроме того, функциональное состояние щитовидной железы в большинстве экспериментов оценивается только по косвенным тестам (вес, морфология), без учета способности железы синтезировать йодные соединения.

Роль химических элементов среды в возникновении и распространении эндемического зоба в настоящее время изучена еще недостаточно, тем не менее уже сейчас ясно, что они имеют определенное физиологическое значение, обеспечивая, по-видимому, специфику йодного обмена и несомненно его изменения в различных геохимических условиях. На основании современных данных можно предположить, что в деятельности щитовидной железы и регуляции ее гормональной функции определенная роль принадлежит вторичным факторам — кобальту, меди, марганцу, кальцию, стронцию, цинку, возможно и молибдену. Необходимы дальнейшие экологические исследования, которые позволили бы не только установить возможное участие этих элементов в биосинтезе тиреоидных гормонов, но и выяснить точки приложения их в обмене основного элемента — йода, в синтезе гормонов и изменениях обмена веществ, которые могут опосредственно влиять на функцию щитовидной железы. Таким образом, возникает новая, большая проблема геохимической экологии эндемического увеличения щитовидной железы и эндемического зоба.

Глава 17

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ УРАНОВЫХ СУБРЕГИОНОВ БИОСФЕРЫ ИССЫК-КУЛЬСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Уран в горных породах Иссык-Кульской котловины. Иссык-Кульская котловина представляет собой огромную межгорную впадину Тянь-Шаня, с севера и юга обрамленную хребтами Терскей- и Кунгей-Алатау. Значительную часть впадины занимает солоноватое озеро Иссык-Куль, находящееся на высоте 1609 *м* над уровнем моря. Вдоль всего берега озера тянется подгорная равнина, то расширяется до 5—12 *км*, то суживается до нескольких сотен метров. Эта равнина вместе с Иссык-Кулем является исследованной нами урановой биогеохимической провинцией.

Наиболее высокое содержание урана обнаружено в осадочных породах разных возрастов — углисто-кремнистых сланцах ($1{,}07 \cdot 10^{-3}$%), глинах и органогенных известняках ($3{,}0 \cdot 10^{-4}$%) (Ковальский, Воротницкая и др., 1968). Меньшее количество урана содержится в песчаниках — $1{,}8 \cdot 10^{-4}$%, метаморфизированных сланцах и туфоконгломератах — $9{,}0 \cdot 10^{-5}$% (Рехарский, Крутецкая, 1961). Среднее содержание урана в кайнозойских отложениях, выстилающих котловину озера, составляет $5{,}8 \cdot 10^{-4}$% (Крылов, 1958), причем на химическом составе этих отложений сказывается влияние изверженных пород (гранитные интрузии), занимающих большие площади в Иссык-Кульской котловине. Среди изверженных пород наибо-

лее высокое содержание урана наблюдается в кислых породах. Так, в кварцевых сиенит-порфирах и граносиенит-порфирах содержание урана составляет $5{,}8 \cdot 10^{-4}\%$; в аляскитовых гранитах, гранит-порфирах, кварцевых порфирах — $3{,}9 \cdot 10^{-4}\%$. Средние и основные породы содержат от $1{,}4 \cdot 10^{-4}\%$ до $3{,}1 \cdot 10^{-4}\%$ урана. Высокое содержание урана отмечено в лейкократовых гранитах — $6 \cdot 10^{-4}\%$; содержание урана в порфировидных гранитах и метаморфических породах примерно одинаково и составляет соответственно $3{,}9 \cdot 10^{-4}$ и $3{,}2 \cdot 10^{-4}\%$. Лейкократовые и аляскитовые граниты массива Кзыл-Омпул содержат $6{,}0 \cdot 10^{-4}\%$ урана. Крупнозернистые порфировидные сиениты содержат вдвое больше урана — $1{,}37 \cdot 10^{-3}\%$ (Леонова, Погиблова, 1961; Леонова и др., 1961). Геохимические условия Иссык-Кульской котловины — выходы гранитов, наличие углисто-кремнистых сланцев, обогащенных ураном,— определяют повышенное содержание урана в почвах котловины и оз. Иссык-Куль и служат основой для возникновения биогеохимических урановых провинций.

Уран в почвах Иссык-Кульской котловины. Источником урана в почвах Иссык-Кульской котловины служат горные породы. Влияние горных пород на уровень содержания урана в почвах определяется переносом продуктов разрушения пород, обогащенных ураном и непосредственным участием их в почвообразовании, особенно маломощных почв котловины.

Процессы выноса урана из разрушающихся горных пород осуществляются несколькими путями: 1 — путем выщелачивания урана из горных пород и растворения урановых минералов природными водами (грунтовые, поверхностные), имеющими гидрокарбонатно-кальциевый состав и слабощелочную среду; такие воды, хорошо извлекая уран, переносят его в форме карбонатного комплекса $[UO_2(CO_3)]^{4-}$ и в сорбированном состоянии на глинистых и гумусовых частицах (Германов, Батулин и др., 1959; Германов, 1963); 2 — механической миграцией, связанной с выветриванием горных пород и энергичным перемещением частиц пород и минералов ветром, льдом, водой; при этой форме миграции урана в аллювиальных отложениях и почвах образуются ореолы рассеяния, протяженностью от нескольких сотен метров до нескольких километров.

Уран, выщелоченный из горных пород и мигрирующий в грунтовых водах, может осаждаться в почвах с образованием солей типа вторичных минералов: карбонатов, силикатов, ванадатов уранила. Этому в значительной степени способствует сухой и жаркий климат (годовое количество осадков 100—250 *мм*) пустынных степей и пустынь западной части котловины. Слабое промачивание почв этого района котловины приводит к накоплению в них значительных количеств углекислого кальция (7—10% CO_2), быстрому разложению растительных остатков и установлению слабощелочной реакции среды. Миграция урана в таких условиях затруднена.

В восточной, наиболее влажной части котловины (годовое количество осадков 400—650 *мм*), почвы в большей или меньшей степени выщелочены, содержат мало карбонатов. Количество гумуса в разных типах почв колеблется от 2,5 до 7%.

В природных водах наряду с карбонатной формой переноса урана, очевидно, могут быть и комплексные щелочные соединения с гуминовыми кислотами. Миграция урана в этих условиях протекает более интенсивно.

Из всего сказанного выше следует заключить, что условия климата, различная степень увлажненности территории Иссык-Кульской котловины, а также геологические и геоморфологические особенности некоторых ее районов обуславливают наличие участков с неодинаковыми условиями миграции урана. Такие участки, даже в пределах одного и того же типа почв, могут характеризоваться различным содержанием урана, создавая своеобразную мозаику распределения его на территории котловины.

Это положение наглядно иллюстрируется данными, полученными при определении урана в почвах. Содержание урана в почвах котловины по нашим данным колеблется от $1{,}2 \cdot 10^{-4}$ до $6{,}4 \cdot 10^{-4}\%$ (взято среднее содержание урана по всей глубине шурфа). Черноземы Курского заповедника мы принимаем эталонами сравнения по содержанию в них химических элементов. Они содержат в среднем $7{,}4 \cdot 10^{-5}\%$ урана. Таким образом, содержание урана в почвах Иссык-Кульской котловины в 2—8,5 раза больше, чем в черноземных почвах.

Накопление урана в различных типах почв определяется, главным образом, их генезисом, топографией по отношению к выходам пород, условиям миграции и биогенными факторами.

Среднее содержание урана в светло-бурых почвах составляет: для северного побережья (район Чолпон-Ата) — $2{,}2 \cdot 10^{-4}\%$ с колебаниями в пределах от $1{,}2 \cdot 10^{-4}$ до $3{,}5 \cdot 10^{-4}\%$ и для южного побережья (район Топа и Тамги) — $2{,}3 \cdot 10^{-4}\%$ с колебаниями от $1{,}5 \cdot 10^{-4}$ до $3{,}3 \cdot 10^{-4}\%$.

Для светло-бурых почв, богатых кальцием и магнием, следует ожидать нахождение урана в ассоциациях с карбонатами типа вторичных минералов: ураноталлита $Ca_2[UO_2(CO_3)_3] \cdot 9H_2O$, свартцита $Ca\,Mg[UO_2(CO_3)_3] \cdot 12H_2O$, андерсонита — $CaNa_2[UO_2(CO_3)_3] \cdot 6H_2O$. На глубине 100—110 *см* уран может осаждаться с гипсом.

Подвижными формами урана в слабощелочной среде светло-бурых почв могут быть соединения урана с фульвокислотами.

Серо-бурые почвы очень бедны органическим веществом и содержат большое количество карбонатов. Характерно наличие гипса; сильная огипсованность наблюдается на равнинах, прилегающих к возвышенностям, сложенным гипсоносными третичными толщами. Среднее содержание урана для данного типа почв составляет $2{,}6 \cdot 10^{-4}\%$ (глубина 0—50 *см* — $3{,}3 \cdot 10^{-4}\%$; 90—120 *см* — $1{,}9 \cdot 10^{-4}\%$).

Горные светло-каштановые почвы занимают верхние части горного шлейфа и предгорья. Они формируются на продуктах разрушения горных пород, в основном гранитах, содержащих $6{,}0 \cdot 10^{-4}\%$ урана (Крылов, 1958). Почвы карбонатные, гумусные (3,5 — 5% гумуса).

Среди горных светло-каштановых почв изучаемых районов максимально обогащены ураном почвы, залегающие на гранитах с повышенной радиоактивностью (Леонова, Гаврилин, Багреев, 1961).

Среднее содержание урана в горных светло-каштановых почвах района Кок-Майнок составляет $4{,}9 \cdot 10^{-4}\%$ ($3{,}1 \cdot 10^{-4}$ — $6{,}3 \cdot 10^{-4}\%$), что в среднем в 6,6 раза больше, чем в черноземных почвах Курского заповедника (среднее содержание урана в почвах здесь — $7{,}4 \cdot 10^{-5}$, колебания $5{,}7$—$8{,}8 \cdot 10^{-5}\%$ на сухую почву). Светло-каштановые почвы предгорий хребтов Кунгей- и Терскей-Алатау несколько беднее ураном ($2{,}2 \cdot 10^{-4}$ — $3{,}1 \cdot 10^{-4}\%$) и превышают содержание урана в почвах Курского заповедника в 3 и 4,2 раза.

Среднее содержание урана в лугово-черноземных меньше, чем в остальных почвах Иссык-Кульской котловины и составляет $1{,}5 \cdot 10^{-4}\%$. Горные черноземные почвы, развивающиеся на гранитах южного берега оз. Иссык-Куль, содержат большее количество урана — $3{,}3 \cdot 10^{-4}\%$.

Лугово-солончаковые почвы низких террас оз. Иссык-Куль, по данным М. А. Глазовской (1953), преимущественно — сульфатно-натриевого засоления. Содержание урана в лугово-солончаковой почве составляет $5{,}0 \cdot 10^{-4}\%$ с колебаниями от $4{,}1 \cdot 10^{-4}$ до $5{,}8 \cdot 10^{-4}\%$. Аккумуляция урана в рассматриваемых почвах может происходить в результате процесса испарительного концентрирования, на одной из стадии которого уран осаждается вместе с карбонатами и сульфатами в виде солей, хорошо растворимых в воде.

Не исключено выпадение урана с гипсом (влияние третичных гипсоносных толщ), а также в форме ванадатов и силикатов уранила (Виноградов, 1957).

Форма урана в почвах Иссык-Кульской котловины. Согласно литературным данным (Вернадский, 1934; Рожкова, 1959; Герасимовский, 1963; Малюга, 1963), возможными формами нахождения урана в почвах следует считать: 1) вторичные урановые минералы (минералы уранила); 2) изоморфную примесь урана в неурановых минералах (монацит, циркон и т. д.); 3) обменные формы на органических и глинистых коллоидах; 4) комплексные соединения с органическим веществом; 5) уран, растворенный в почвенных растворах.

Содержание и соотношение этих форм находится в тесной связи с биоклиматическими условиями выветривания и характером процессов вторичного минералообразования и «солеобразования», а также направленностью почвообразовательного процесса.

Несомненно, что наиболее доступной формой урана для растений являются соединения урана, растворенные в воде. Уран, находящийся в других формах (сорбированный на почвенных частицах и связанный с органическим веществом), при определенных условиях (pH среды, высокая способность корней растений к обмену катионов) также становится доступным для растений.

Не исключена возможность поглощения урана, находящегося в труднорастворимой форме, в виде минералов и других устойчивых химических соединений (окислов, гидроокислов и т. п.). В этом случае растительные организмы, выделяя углекислоту и органические кислоты, разрушают частицы минералов и переводят трудно растворимые формы элемента в легкорастворимые и усвояемые формы.

Уран в водах. Воды рек Иссык-Кульской котловины обогащены ураном.

Содержание урана в водах рек Тон, Аксу (район Тон и Чолпон-Ата) составляет $5{,}6-5{,}7\cdot10^{-6}$ *г/л*, что в десять раз больше, чем в реках нечерноземной и черноземной зон РСФСР (р. Москва — $5{,}1\cdot10^{-7}$; р. Красивая Меча — $5{,}8\cdot10^{-7}$ *г/л*).

Река Чу (у пос. Кок-Майнок) несет в своих водах до $7{,}1\cdot10^{-6}$ *г/л* урана.

По данным Старика и др. (1958), содержание урана в одной из крупнейших рек Иссык-Кульской котловины — Джергалане колеблется в зависимости от времени года и места отбора проб от $2{,}8\cdot10^{-6}$ до $1{,}0\cdot10^{-5}$ *г/л*.

Уран в растениях Иссык-Кульской котловины. В табл. 80 приведены обобщенные данные содержания урана в растениях некоторых районов Иссык-Кульской котловины.

Сравнительное изучение содержания урана в почвах и растениях Иссык-Кульской котловины и центральной черноземной зоны (Курский заповедник), показывает, что при относительно невысоком обогащении иссык-кульских почв ураном (в 2—8,5 раз) накопление его в растениях достигает значительных величин.

Содержание урана в растениях биоценозов (по нашим данным анализа 166 образцов) для различных районов котловины колеблется от $3{,}7\cdot10^{-6}$ до $5{,}1\cdot10^{-4}\%$ (на сухое вещество) и превышает уровень содержания урана в растениях целинных черноземных степей ($2{,}1\cdot10^{-6}\%$) в 1,5—240 раз.

Повышенное содержание урана в растениях при высокой «подвижности» форм его соединений в почвах котловины зависит от физиологических особенностей растений, их адаптации к условиям среды, пороговой чувствительности к урану, способности корневых выделений разрушать частицы породы и минералов и образовывать комплексы, переводя таким образом труднорастворимые соединения элементов в формы, доступные для растений.

Концентрирование урана растениями и их морфологическая изменчивость. Из литературных данных известны морфологические изменения

Таблица 80

Содержание урана в растениях биоценозов различных районов Иссык-Кульской котловины

Почвы	Среднее содержание урана, в % на сухое вещество	Пределы колебаний	Коэффициент обогащения по сравнению с Курским заповедником (средние данные)	Минимальные и максимальные коэффициенты обогащения
Район Чолпон-Ата-Ананьево				
Светло-бурые центрально-тяньшанские	$4 \cdot 10^{-5}$	$5 \cdot 10^{-6}$—$8,2 \cdot 10^{-5}$	19	2,4—40
Район Тамга, Тон, Кескем-Бель				
Светло-бурые центрально-тяньшанские	$5,6 \cdot 10^{-5}$	$1,25 \cdot 10^{-5}$—$2,1 \cdot 10^{-4}$	27	6—100
Район Кок-Майнок				
Светло-каштановые	$1,2 \cdot 10^{-4}$	$3,4 \cdot 10^{-5}$—$2,1 \cdot 10^{-4}$	60	15—100
Лугово-солончаковые	$3,7 \cdot 10^{-5}$	$6,2 \cdot 10^{-6}$—$1,0 \cdot 10^{-4}$	18	3—50
Район Талды-Су				
Лугово-черноземные	$5,6 \cdot 10^{-6}$	$3,7$—$9,0 \cdot 10^{-6}$	3,0	1,5—5
Район Каджи-Сай				
Горные светло-каштановые	$8,5 \cdot 10^{-5}$	$4,5 \cdot 10^{-5}$—$5,1 \cdot 10^{-4}$	40	20—240
Выветренные породы	$3,2 \cdot 10^{-4}$	$3,4 \cdot 10^{-5}$—$3 \cdot 10^{-3}$	150	16—1430
Район Кара-Кол				
Песчанистые почвы озерной террасы	$1,4 \cdot 10^{-4}$	$4,3 \cdot 10^{-5}$—$3 \cdot 10^{-4}$	70	20—150
Курский заповедник				
	$2,1 \cdot 10^{-6}$	$1,0 \cdot 10^{-6}$—$4,1 \cdot 10^{-6}$		

растений, произрастающих в районах с повышенным содержанием урана. У растений Ferula giganthea и Eremurus stenophyllus при концентрации урана в них от 0,01 до 0,1% встречаются уродливые формы с искривленными стеблями, скрученными листьями и цветами неправильной формы; перисторассеченная листовая пластинка ферулы и эремуруса недоразвита и имеет лапчатую форму; высота ферулы и эремуруса достигает 30—50 *см* вместо 1,5 *м* (Соколова, Хромова, 1961). Изменчивость цветов описана для Epilobium angustifolium, произрастающей на территории, обогащенной ураном (Shacklette, Hansford, 1964). На площадях с повышенной радиоактивностью у Prunus prostrata наблюдалось изменение окраски и размеров растения; иногда наблюдалось наличие опухолей, наростов, утолщений. Было отмечено снижение содержания хлорофилла по сравнению с нормальным растением того же вида и относительное увеличение содержания каротина и ксантофилла, вследствие чего растение принимало бледно-зеленую окраску с желтовато-бурым оттенком (Б. Виноградов, 1956).

На исследованной территории Иссык-Кульской котловины обнаружена морфологическая изменчивость растений только в двух районах: Каджи-Сае и Кок-Майноке. Наиболее часто проявляется нарушение пигмен-



Рис. 108. Змееголовник — Dracocephalum bipinnatum Rupr.

Слева — нормальное растение в нижними дважды перистыми листьями, справа — измененная форма с просто перистыми листьями; вверху отдельные листья: *а* — нормальный, *б* — измененный

тации цветка, распространенное у разных видов растений. Так, у герани (Geranium collinum) происходит варьирование окраски венчика от розовой до белой. Чертополох (Carduus) также имеет необычную окраску (белые цветы с розовой трубкой вместо ярко-малиновой).

Наблюдается определенная зависимость распространения змееголовника дваждыперистого (Dracocephalum bipinnatum) от содержания урана в почвах. Чаще всего это растение встречается на почвах с содержанием от $1{,}5 \cdot 10^{-4}$ до $3{,}3 \cdot 10^{-4}\%$ урана. В наземных органах растения в этих условиях обычно накапливается урана от $3{,}9 \cdot 10^{-6}$ до $1 \cdot 10^{-5}\%$ (на сухое вещество). При более высоком уровне урана в почве ($4{,}0$—$7{,}6 \cdot 10^{-4}\%$) его содержание в растениях также повышается ($5 \cdot 10^{-5}$—$2 \cdot 10^{-4}\%$ на сухое вещество).

Растения змееголовника, концентрирующие уран до $2{,}0 \cdot 10^{-4}\%$, составляют особую группу морфологически измененных форм, которые могут встречаться на лугово-песчаных почвах с высоким содержанием урана ($7{,}6 \cdot 10^{-4}\%$). У таких растений наблюдаются измененные листья в сторону упрощения сложного дваждыперистого листа до простоперистого и даже простого листа с узкой нерасчлененной листовой пластинкой (рис. 108).

Остролодочник (Oxytropis nutans), произрастающий в районе Тамги на почве с содержанием $3{,}3 \cdot 10^{-4}\%$ урана, образует как нормальные,



Рис. 109. Горноколосник — Orostachys thyrsiflora Fisch.

Слева — нормальное растение, справа — измененные карликовые растения с ветвистыми соцветиями

так и измененные экземпляры, варьирующие по окраске венчика цветка. При этом измененные растения содержат $2{,}1 \cdot 10^{-4}\%$ урана, т. е. почти в 2,5 раза больше нормальных.

Астрагал Бородина (Astragalus Borodinii) на почвах с содержанием $2{,}5 \cdot 10^{-4}\%$ и $3{,}1 \cdot 10^{-4}\%$ урана концентрирует этот элемент соответственно $6{,}6 \cdot 10^{-5}$ и $8{,}1 \cdot 10^{-5}\%$ на сухое вещество. На почвах, сильно обогащенных ураном ($1{,}1 \cdot 10^{-3}\%$ и более), способность концентрирования резко возрастает до величины $7{,}1 \cdot 10^{-4}\%$ на сухое вещество. У растений астрагала Бородина, концентрирующих от $2 \cdot 10^{-4}\%$ до $7{,}1 \cdot 10^{-4}\%$ урана, наблюдается морфологическая изменчивость, направленная в сторону расщепления листовой пластинки: вместо типичных одного—трех листочков в составе сложного перистого листа обнаружено увеличение числа листочков до пяти.

Распространение горноколосника (Orostachys thyrsiflora) связано главным образом со светло-бурыми почвами, содержащими уран в пределах $1{,}5 \cdot 10^{-4}$ — $2{,}0 \cdot 10^{-4}\%$ (на сухое вещество). Нормальные растения накапливают в этих условиях от $5{,}6 \cdot 10^{-5}$ до $7{,}0 \cdot 10^{-5}\%$ урана на сухое вещество. У растений горноколосника с более высоким содержанием урана ($1{,}0 \cdot 10^{-4}\%$ на сухое вещество) наблюдаются значительные морфологические изменения — низкорослые формы с ветвистыми соцветиями вместо прямой одиночной стрелки (рис. 109).

Карагана красивая (Caragana laeta), растущая на почве, содержащей $2{,}4 \cdot 10^{-4}\%$ урана, накапливает от $2{,}0 \cdot 10^{-4}$ до $3{,}5 \cdot 10^{-4}\%$ урана. На почвах, содержащих большее количество урана, степень концентрирования его у караганы красивой возрастает также сильнее. В последнем случае наблюдаются морфологические изменения: растение является мощным, крылья цветка могут быть цельными и с выемкой (повторяется принцип расщепления органа), отдельные части венчика — парус и лодочка остаются без изменений. Интерес представляет также карагана многоли-

сточковая (Caragana pleiophylla), концентрирующая до $1{,}5 \cdot 10^{-3}$% урана, но не дающая при этом морфологической изменчивости.

Карагана бледнокорая (Caragana leucophloea Pojark.) широко распространена на почвах с различным содержанием урана. Нормальные растения со светло-бурых почв содержат $3{,}6 \cdot 10^{-5}$—$3{,}0 \cdot 10^{-4}$% урана при концентрации его в почвах от $1{,}5 \cdot 10^{-4}$% до $2{,}5 \cdot 10^{-4}$%. На светло-каштановых почвах района Кок-Майнок, содержащих $3{,}1 \cdot 10^{-4}$% урана, растения этого вида, помимо воздействия урана, страдают от недостатка влаги в почве, и, очевидно, поэтому у них при концентрации в организме урана до $8{,}0 \cdot 10^{-5}$% наступает угнетенное состояние. В то же время на увлажненных светло-каштановых почвах района Каджи-Сай, содержащих $2{,}7 \cdot 10^{-4}$% урана, растения караганы бледнокорой способны концентрировать от $2{,}5 \cdot 10^{-4}$ до $6{,}7 \cdot 10^{-4}$% урана, причем в последнем случае, когда концентрация его достигала высокого уровня ($6{,}7 \cdot 10^{-4}$%), наблюдалась морфологическая изменчивость.

Проведенные исследования по содержанию урана в растениях караганы бледнокорой показывают, что содержание урана и физиологические процессы регуляции его поступления в растения изменчивы у отдельных растительных индивидуумов даже в условиях одинаковой среды (внутрипопуляционная изменчивость).

Зайцегуб (Lagochilus diacanthophyllus) на почвах с содержанием урана $2{,}5$—$8{,}8 \cdot 10^{-4}$% дает очень большую химическую изменчивость: количество урана в растениях колеблется от $6{,}5 \cdot 10^{-6}$ до $5{,}0 \cdot 10^{-4}$%. Нормальные растения со светло-бурых почв (район Чолпон-Ата) концентрируют до $3{,}0 \cdot 10^{-5}$% при содержании его в почве $2{,}5 \cdot 10^{-4}$%.

На лугово-солончаковой почве района Кок-Майнок при более высоком содержании урана ($4{,}1 \cdot 10^{-4}$%) растения зайцегуба в некоторых случаях содержат лишь $6{,}5 \cdot 10^{-6}$% урана, подвергаясь при этом изменчивости. Вероятно здесь на фоне высокого содержания урана проявляется действие нескольких факторов: непривычное для данного вида почвенное засоление, недостаток влаги при повышенной инсоляции и т. п. Обычно растения, попавшие в неблагоприятные почвенные условия, на солонцеватых почвах испытывают угнетение, проявляющееся в карликовом росте. Наличие стойкого альбинизма цветка, помимо карликовости, заставляет предположить, что, по-видимому, здесь мы имеем дело с эндемическим заболеванием.

В условиях увлажненных лугово-песчаных почв района Каджи-Сай растения способны накапливать до $6{,}4 \cdot 10^{-5}$% урана без признаков угнетения, оставаясь внешне нормальными. Все же некоторые растения на этих почвах подвергаются изменению. Измененные формы зайцегуба накапливают уран в бо́льших концентрациях, чем нормальные растения — до $2{,}0 \cdot 10^{-4}$% (на сухое вещество). Наиболее обогащены ураном измененные растения района Каджи-Сай на светло-каштановых почвах, концентрирующие $5 \cdot 10^{-4}$% урана. Следует отметить, что в неблагоприятной экологической обстановке эндемическая изменчивость (в данном случае альбинизм) может проявляться при более низких концентрациях урана в растениях.

Наблюдавшиеся нами случаи морфологической изменчивости растений при низком содержании в них урана, вероятно, зависят в большой степени от изменений индивидуальной пороговой чувствительности, что является весьма характерным и для многих других видов и химических элементов.

Эфедра промежуточная (Ephedra intermedia) встречается на почвах с различным содержанием урана. При повышении концентрации урана в почве от $1 \cdot 10^{-4}$ до $6 \cdot 10^{-4}$%, происходит уменьшение его содержания в растениях от $7 \cdot 10^{-5}$ до $1 \cdot 10^{-5}$%. Однако при наиболее высоком содержании урана в почве, равном $6{,}5 \cdot 10^{-4}$%, возникает особая химическая модифи-



Рис. 110. Гармала — Peganum harmala L.
Вверху — нормальные цветки, внизу — измененные цветки

кация эфедры, у представителей которой содержание урана является наиболее высоким и достигает $2{,}0\cdot10^{-4}$—$2{,}9\cdot10^{-4}$%, но при этом не встречаются морфологически измененные формы. На почвах, сильно обогащенных ураном, наблюдается угнетение эфедры.

В районе Каджи-Сая, несмотря на угнетение ряда растений, наблюдается пышное развитие различных видов караганы, шлемника (Scutellaria Przewalski), перовскии (Perovskia abrotanoides). Гармала (Peganum harmala) в таких районах образует много махровых цветов с шестью — девятью лепестками вместо обычных пяти и концентрирует до $1{,}2\cdot10^{-5}$% урана на сухое вещество (рис. 110).

Из приведенных примеров видно, что экологическая обстановка оказывает сильное влияние на накопление урана растениями и возникновение у них морфологической изменчивости. Поэтому при обсуждении полученных данных следует всегда учитывать конкретные условия и возможные адаптации растительных организмов к концентрации урана в среде. Наблюдаются значительные различия внутрипопуляционной изменчивости содержания урана и морфологического строения у растений одного вида в различных геохимических условиях среды. У различных видов растений внутрипопуляционная изменчивость имеет свои характерные черты. Химическая и морфологическая неоднородность популяций может быть количественно охарактеризована. В различных популяциях количество растений концентратов может варьировать от нескольких процентов до 50—70, морфологически измененных форм — от 1—2 до 15—20%.

Выявленная внутрипопуляционная изменчивость растений в связи с накоплением урана представляет большой интерес и заслуживает дальнейшего более детального изучения.

Большое значение для понимания морфологической и физиологической изменчивости растений под влиянием различных концентраций хи-

мических элементов должно приобрести только начинающееся экспериментальное изучение этих вопросов (экспериментальная геохимическая экология).

Уран в кормовых растениях и рационах овец. Понимание единства геохимической среды и жизни может быть получено путем сопоставления звеньев биогеохимической пищевой цепи. Поступление урана в организм животных зависит от содержания его в пищевых компонентах рациона и поедаемости кормов.

Для изучения пищевых цепей миграции урана в наземных условиях большой интерес представляет определение урана в кормовых травах. Образцы укосов пастбищной растительности и основных видов естественных и сеяных трав были исследованы на территории наиболее развитых животноводческих хозяйств Прииссыккулья — свх. Кок-Майнок, свх. Тон и конного завода № 54 (Чолпон-Ата) (табл. 81).

Сравнение производилось также с естественными и сеянными травами из Курского заповедника и Тульской области (черноземные почвы), а также Московской (Звенигородский район) и Калужской (Боровский район) областей (дерново-подзолистые почвы) (табл. 81).

Таблица 81

Содержание урана в разных видах кормовых трав районов Иссык-Кульской котловины и районов черноземной и нечерноземной зон Европейской части РСФСР (в % на сухое вещество)

Кормовые травы	Число образцов	Иссык-Кульская котловина			Черноземная зона	Нечерноземная зона
		Кок-Майнок	Тон	Чолпон-Ата-Ананьево	Тульская и Курская области	Московская и Калужская области
Люцерна	19	$1{,}03\cdot10^{-5}$	$7{,}6\cdot10^{-6}$	$6{,}3\cdot10^{-6}$	$2{,}1\cdot10^{-6}$	—
Клевер	3	—	—	—	—	$9{,}8\cdot10^{-7}$
Экспарцет	4	—	—	$3{,}8\cdot10^{-6}$	—	—
Сено овсяное	16	$8{,}5\cdot10^{-6}$	$5{,}7\cdot10^{-6}$	$4{,}3\cdot10^{-6}$	$1{,}3\cdot10^{-6}$	—
Вико-овсяная смесь	1	—	—	—	—	$9{,}6\cdot10^{-7}$
Кукуруза	11	—	$5{,}5\cdot10^{-6}$	$4{,}3\cdot10^{-6}$	$1{,}4\cdot10^{-6}$	—
Зерно овес	14	$1{,}8\cdot10^{-6}$	$1{,}7\cdot10^{-6}$	$1{,}7\cdot10^{-6}$	$1{,}0\cdot10^{-6}$	$1{,}1\cdot10^{-6}$
Сено луговое и укосы естественных пастбищ	57	$3{,}88\cdot10^{-5}$	$1{,}64\cdot10^{-5}$	$1{,}04\cdot10^{-5}$	$2{,}1\cdot10^{-6}$	$9{,}4\cdot10^{-7}$
Сеяные кормовые травы	81	$9{,}3\cdot10^{-6}$	$6{,}3\cdot10^{-6}$	$4{,}63\cdot10^{-6}$	$1{,}67\cdot10^{-6}$	$1{,}5\cdot10^{-6}$

При сравнительном изучении содержания урана в кормовых травах разных геохимических районов было установлено, что уровень накопления урана в кормах района Кок-Майнок Иссык-Кульской котловины почти в 2 раза превышает уровень его накопления в кормовых травах районов Чолпон-Ата и Тон; и в 19 раз больше, чем в луговом сене и укосах естественных пастбищ черноземной зоны, в 40 раз больше, чем в луговом сене и укосах естественных пастбищ Московской и Калужской областей.

Подсчет суточных рационов овец, составленных из различных кормовых компонентов, показал, что ежесуточно овцы района Кок-Майнок потребляют от 300 до 1300 *мкг* урана; овцы районов Чолпон-Ата и Тон — 150—600 *мкг*; овцы черноземных районов Тульской области и Курского заповедника, а также изучаемых районов нечерноземной зоны — 20—60 *мкг* урана.

Баланс урана в организме овец. Отложение урана в организме овец из районов с различным его содержанием во внешней среде определялось путем постановки балансовых опытов.

В табл. 82 приводятся основные результаты балансовых опытов.

Из общего количества урана, потребляемого животными, определенная его часть всасывается в желудочно-кишечном тракте и попадает в другие внутренние органы. Однако величина всасывания урана у овец из разных геохимических районов неодинакова. Так, в районах Кок-Майнок и Чолпон-Ата Иссык-Кульской котловины из 634 *мкг* (500—741) [1] и 163 *мкг* (137—184) урана, потребляемого овцами в условиях опыта, всасывается, соответственно, 17 *мкг* (11,5—25) и 7,3 *мкг* (5,6—9,5) урана; в районе Калужской обл. с нормальным содержанием урана в среде из 20,5 *мкг* (16—24,6) урана, потребляемого овцами, всасывается всего лишь 2,3 *мкг* (1,25—3,2). Основная часть урана в количестве от 96,1 до 98,4% от общего его поступления в организм животных выводится через желудочно-кишечный тракт.

Опыты показывают, что животные Иссык-Кульской котловины обладают большей способностью выводить уран через желудочно-кишечный тракт. У овец районов Кок-Майнок и Чолпон-Ата выводится соответственно 617 (485—726) и 155,5 *мкг* (132—178) урана; у калужских овец — 18,3 *мкг* (12,8—21,7) урана.

Таким образом, желудочно-кишечный тракт животных является основным каналом, препятствующим проникновению урана в другие внутренние органы.

Уран, всосавшийся во внутрь организма овец, частично выделяется почками, часть же его откладывается в органах и тканях. Из 17 *мкг* урана, ежесуточно всасывающегося в организм овец района Кок-Майнок, 7 *мкг* выводится с мочой. Почки овец района Чолпон-Ата ежесуточно удаляют из организма 2 *мкг* всасывающегося урана, почки же овец района Калужской обл. ежесуточно выводят 1 *мкг*. Таким образом, почки являются вторым каналом выведения урана из организма овец, причем у животных из районов с повышенным содержанием урана в среде они обладают большей способностью выводить уран из организма.

В исследованиях на людях было также показано, что в условиях повышенного естественного поступления урана в организм наблюдается увеличение его выделения с мочой и калом (Новиков, Резанов, 1962; Бердникова, 1964).

Балансовые опыты показали неодинаковую степень отложения урана в организме овец районов с повышенным и нормальным его содержанием во внешней среде. Среднесуточное отложение урана в организме овец районов Кок-Майнок и Чолпон-Ата соответственно равно 10 (6—15,7) и 4,6 (2,6—6,4) *мкг*. Для овец из района Калужской обл. величина отложения составляла 1,3 (0,6—1,8) *мкг* урана в сутки. Проведенные исследования не дают представления о внутрипопуляционной изменчивости у овец способности регулировать обмен урана в условиях различной геохимической среды, но они показывают наличие у животных определенных физиологических адаптивных реакций на содержание его в рационе.

Повышенное отложение урана в организме животных в условиях района обогащенного ураном, наблюдалось также в балансовых опытах, проводившихся на телятах Чапменом и Хамменсом (Schapman, Hammons, 1963).

Содержание урана в животном организме. Среди разнообразия видов животных организмов наибольший интерес для изучения эффективности действия урана представляют виды растительноядных животных, которые питаются кормами данной геохимической провинции (прямая связь

[1] Здесь в скобках указаны пределы колебаний всасывания урана (в *мкг*).

Таблица 82

Среднесуточный баланс[1] урана в организме овец (возраст 14—16 *мес.*, вес 34—38 *кг*) районов Иссык-Кульской котловины и нечерноземной зоны (в *мкг*)

Районы исследования	Количество животных	Поступило урана в организм		
		всего	в том числе	
			с кормом	с водой
С повышенным содержанием урана во внешней среде				
Кок-Майнок	7	634 (500—741)	628 (494—731)	6 (4,4—10,2)
Чолпон-Ата	6	163 (137—184)	157,8 (132—179)	5,2 (3,8—6,0)
С нормальным содержанием урана во внешней среде				
Боровский район, Калужская обл.	10	20,5 (16—24,6)	19,9 (15,3—24)	0,6 (0,4—0,7)

[1] Предварительный и учетный периоды — по 10 дней.

через звено биогеохимической пищевой цепи — растения), и кроме того, сами участвуют в цепи питания — в переносе химических элементов в завершающее звено биогеохимической пищевой цепи — организм человека. В этом случае наиболее удобной моделью может служить такое травоядное животное как овца.

Содержание урана в организме овец зависит от его количества, поступаемого с кормом. Овцы, выпасающиеся на естественных пастбищах Иссык-Кульской котловины и районов черноземной и нечерноземной зон Европейской части РСФСР, получают с кормами различное количество урана. В наибольшей степени обогащены ураном кормовые рационы животных района Кок-Майнок Иссык-Кульской котловины. Содержание урана в кормовых рационах овец других районов котловины в 1,5—2 раза ниже. В организм овец районов черноземной и нечерноземной зон ежесуточно с кормовым рационом поступает в 10—60 раз меньше урана по сравнению с его поступлением в условиях различных районов Иссык-Кульской котловины.

При попадании урана в желудочно-кишечный тракт животных значительная часть его выбрасывается из организма с калом. Уран, всосавшийся во внутренние среды организма, частично выводится почками, другая же его часть распределяется в организме, откладываясь в органах и тканях — костях, коже, шерсти, мышцах, внутренних органах. Степень концентрирования урана в организме овец определяется характером их адаптации к геохимическим условиям среды.

Расчет содержания урана в организме овец проводится следующим образом: в навесках предварительно взвешенных органов и тканей определялась концентрация урана, затем высчитывалось содержание урана во всей массе органов и тканей (см. табл. 84). Полученные величины суммировались и, исходя из живого веса животного, рассчитывалось процентное содержание урана в организме.

В табл. 83 приведены сравнительные данные по содержанию урана в организме овец (в % на сухое и сырое вещество), размещенных в различных районах урановой провинции (Иссык-Кульская котловина), и

Выделено урана из организма: всего	в том числе: желудочно-кишечным трактом	в том числе: почками	Всосалось урана в организм	Задержано урана в организме	Задержано урана в организме, в % от поступившего
624 (491—733)	617 (485—726)	7 (5,5—9,3)	17 (11,5—25)	10 (6—15,7)	1,6 (0,9—2,3)
158 (135—181)	155,7 (132—178)	2,7 (2,1—3,1)	7,3 (5,6—9,5)	4,6 (2,6—6,4)	3 (1,8—4,0)
19,3 (14,2—23)	18,3 (12,8—21,7)	1,0 (0,5—1,4)	2,3 (1,2—3,2)	1,3 (0,6—1,8)	6 (3—12)

при нормальном его уровне (районы черноземной и нечерноземной зон Европейской части РСФСР) во внешней среде.

Из табл. 83 следует, что наиболее высокая концентрация урана наблюдается в организме овец района Кок-Майнок. Овцы этого района по сравнению с овцами из областей черноземной и нечерноземной зон накапливают урана в 8—13 раз больше.

Отношение количества урана в организме овец к его количеству в кормовых растениях (коэффициент дискриминации) в условиях Иссык-Кульской котловины меньше 1 и составляет для района Кок-Майнок 0,4 (0,3—0,5), для района Тон — 0,6 (0,4—0,8) и для района Чолпон-Ата — 0,7 (0,6—1). В условиях черноземной зоны Европейской части РСФСР это отношение приближается к 1 (1—1,4), а в районах нечерноземной зоны — 1,6 (1,3—1,8).

Таблица 83

Содержание урана и пределы его изменений в организме овец различных хозяйственных популяций в районах с различной его концентрацией (% на сухое вещество; в скобках — % на сырое вещество)

Иссык-Кульская котловина			Черноземная зона	Нечерноземная зона
Кок-Майнок	Тон	Чолпон-Ата	Тульская обл.	Калужская и Московская области
$1,6 \cdot 10^{-5}$	$9,2 \cdot 10^{-6}$	$8,3 \cdot 10^{-6}$	$1,8 \cdot 10^{-6}$	$1,6 \cdot 10^{-6}$
$1,3 \cdot 10^{-5}$—$2 \cdot 10^{-5}$	$7,5 \cdot 10^{-6}$—$1,35 \cdot 10^{-5}$	$7,2 \cdot 10^{-6}$—$1,1 \cdot 10^{-5}$	$1,75 \cdot 10^{-6}$—$9,4 \cdot 10^{-7}$	$1,35 \cdot 10^{-6}$—$1,8 \cdot 10^{-6}$
($6,2 \cdot 10^{-6}$)	($3,7 \cdot 10^{-6}$)	($3,3 \cdot 10^{-6}$)	($7,8 \cdot 10^{-7}$)	($6,3 \cdot 10^{-7}$)
($5,1 \cdot 10^{-6}$—$8 \cdot 10^{-6}$)	($3,0 \cdot 10^{-6}$—$5,4 \cdot 10^{-6}$)	($2,9 \cdot 10^{-6}$—$4,4 \cdot 10^{-6}$)	($7,0 \cdot 10^{-7}$—$9,4 \cdot 10^{-7}$)	($5,4 \cdot 10^{-7}$—$7,1 \cdot 10^{-7}$)

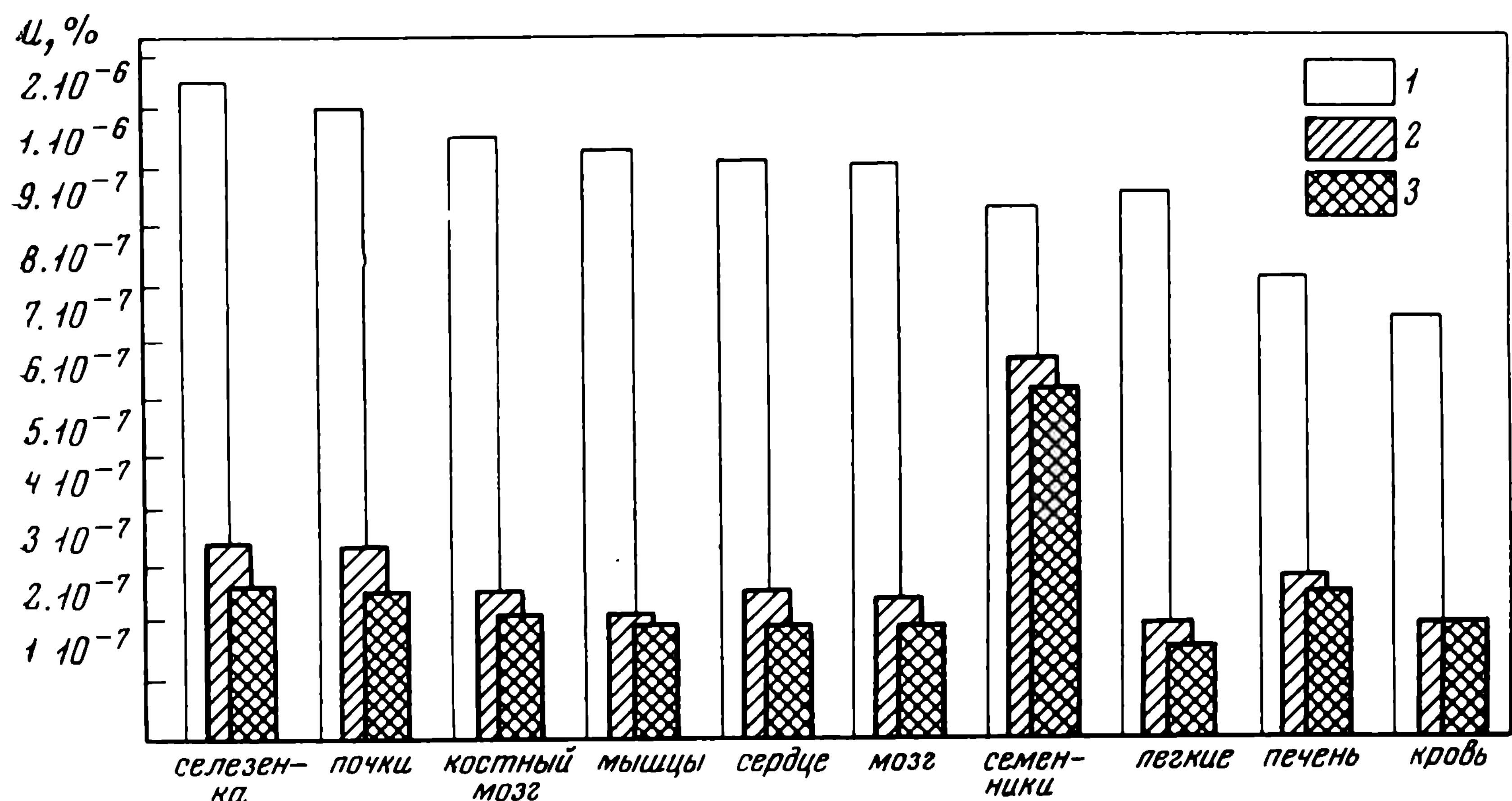


Рис. 111. Сравнительное содержание урана в органах и тканях овец из района, обогащенного ураном (Кок-Майнок, Иссык-Кульская котловина), и районов черноземной и нечерноземной зон

1 — район Кок-Майнок, Иссык-Кульская котловина; 2 — черноземный район Тульской обл.; 3 — нечерноземные районы Московской и Калужской областей

Полученные данные позволяют сделать вывод о различном характере адаптивных регуляций обмена веществ в организме овец при неодинаковом уровне содержания урана во внешней среде.

В условиях повышенного содержания урана (Иссык-Кульская котловина) обмен веществ у овец направлен в сторону уменьшения его концентрации в организме.

У овец изучаемых популяций в других геохимических условиях приспособительные механизмы регуляции обмена веществ направлены либо на поддержание в организме концентраций урана, близких к его концентрациям в кормовых растениях (условия черноземной зоны), либо на увеличение концентраций урана в организме животных по сравнению с растениями (условия нечерноземной зоны) и приближаются к оптимальным величинам его содержания, характерным для овец эталонной черноземной зоны. Это подтверждается результатами балансовых опытов.

Распределение урана в органах и тканях овец. Накопление урана в органах и тканях овец изучалось при повышенном (Иссык-Кульская котловина) и нормальном (районы черноземной и нечерноземной зон) поступлении урана в организм животных с кормовым рационом.

В органах и тканях овец популяций Иссык-Кульской котловины накапливается значительно больше урана, чем у животных из провинций черноземной и нечерноземной зон. Особенно высокое содержание урана наблюдалось в органах и тканях животных, взятых из района Кок-Майнок (рис. 111).

Содержание урана в организме овец различных популяций, взятых в разных геохимических условиях, и его распределение в органах и тканях представлены в табл. 84.

Концентрирование урана в целом организме, а также в отдельных органах и тканях овец одной популяции черноземного района Тульской обл. на 18—25% превышает содержание урана в организме овец популяций районов Калужской и Московской областей. В организме овец из черноземного района Тульской обл. в среднем содержится 251 *мкг* урана; в организме овец Московской и Калужской областей, соответственно, 188 и 205 *мкг* урана (табл. 84).

Таблица 84

Распределение урана по органам и тканям[1] в организмах овец (абсолютное содержание), (*мкг*)

Органы и ткани	Иссык-Кульская котловина: в процентах к общему весу тела животного	вес органов и тканей, г	Содержание урана в целом органе или ткани: Кок-Майнок	Тон	Чолпон-Ата	Черноземная и нечерноземная зоны: Тульская обл.	Московская обл.	Калужская обл.
Мышцы	39	13 500	159	97	87,7	33,6	24,3	28,3
Желудочно-кишечный тракт	11,4	4000	128	81,6	76	18,4	13,6	15,2
Печень	2,2	740	5,89	4,77	3,9	2,06	1,88	1,77
Легкие	2,4	800	7,55	6,24	5,28	1,62	1,1	1,44
Сердце	0,7	240	2,54	1,89	1,7	0,6	0,48	0,5
Почки	0,35	120	2,3	1,58	1,56	0,4	0,28	0,3
Селезенка	0,6	90	2,25	1,2	1,15	0,3	0,2	0,2
Мозг	0,35	120	1,2	0,7	0,6	0,2	0,26	0,2
Семенники	1	340	3,1	2,75	2,58	2,2	1,96	2,0
Кровь	5,7	2000	14,7	10,8	7,74	4,18	3,92	3,8
Кости	18	6200	948	595	515	144	118	130
Кожа	6	2100	378	191	172	25,2	12,6	11,7
Шерсть	4,7	1600	334	157	144	22,4	9,92	9,6
В целом организме			1987	1151	1019	251	188	205

[1] Органы и ткани брались от 4—8 животных.

Содержание урана в организмах овец из различных районов Иссык-Кульской котловины также неодинаково. Во всем организме овцы из района Кок-Майнок в среднем содержится 1987 *мкг* урана, это в 8 раз больше, чем в организме овец районов черноземной и нечерноземной зон, и почти в 2 раза по сравнению с овцами районов Тон (1151 *мкг*) и Чолпон-Ата (1019 *мкг*) (табл. 84).

Существует определенная закономерность в распределении урана по органам и тканям. Наибольшее количество урана в организме овец из районов черноземной и нечерноземной зоны содержится в опорно-покровных тканях: копытный рог, кости, шерсть, кожа. Из внутренних органов сравнительно высокое содержание урана отмечается в семенниках и яичниках, почках и селезенке.

Другие органы животных по убывающей степени концентрирования в них урана можно расположить в следующем порядке: печень, костный мозг, мышцы, головной мозг, кровь, легкие.

Содержание урана в различных органах (кроме гонад) и тканях овец района Кок-Майнок Иссык-Кульской котловины в 3—14 раз больше, чем у животных районов черноземной и нечерноземной зон. Высокая концентрация урана наблюдалась в опорно-покровных тканях — шерсти ($2{,}9 \cdot 10^{-5}\%$), коже ($1{,}8 \cdot 10^{-5}\%$) и костях ($1{,}53 \cdot 10^{-5}\%$) и внутренних органах — селезенке ($2{,}5 \cdot 10^{-6}\%$) и почках ($1{,}94 \cdot 10^{-6}\%$).

Содержание урана в почках, которые выполняют выделительную функцию, достигает, в среднем, для района Кок-Майнок $1{,}94 \cdot 10^{-6}\%$, что в 5,7 раза превышает содержание урана в почках животных черноземной

зоны и в 1,5 раза больше, чем в почках животных районов Тон и Чолпон-Ата Иссык-Кульской котловины.

Особый интерес представляет концентрирование урана в гонадах овец. У овец из районов с повышенным и нормальным содержанием урана во внешней среде накопление урана в гонадах находится приблизительно на одинаковом уровне и составляет в среднем для разных районов от $5,8 \cdot 10^{-7}$% (Московская обл.) до $9,2 \cdot 10^{-7}$% (Кок-Майнок) на сырое вещество.

В экспериментальных же условиях, при добавках урана (уксуснокислый уранил) к суточному рациону овец Калужской области в количествах, соответствующих потреблению его овцами в провинции Иссык-Кульской котловины, концентрация урана в семенниках животных значительно увеличивается. Содержание урана в семенниках баранчиков, получивших естественный рацион (23 *мкг* урана в сутки) без добавок урана, составляло $0,58 \cdot 10^{-6}$% на сырое вещество. Обогащение кормового рациона ураном в 10 раз (при введении 230 *мкг* урана в сутки в течение 30 суток) приводило к увеличению концентрации урана в семенниках баранчиков в четыре раза — $2,3 \cdot 10^{-6}$%.

При содержании урана в кормовом рационе, равном 1150 *мкг* (обогащение в 50 раз), что соответствует его количеству в рационе овец района Кок-Майнок Иссык-Кульской котловины, в семенниках баранчиков накапливалось $6,57 \cdot 10^{-6}$ урана, или в 11 раз больше, чем в семенниках баранчиков, не получавших добавок урана, и в 7 раз больше, чем среднее содержание урана в гонадах овец из района Кок-Майнок.

Таким образом, сравнительные данные по накоплению урана в гонадах овец в условиях нормального и повышенного содержания его в естественной среде, а также в условиях эксперимента при подкормке животных дополнительными дозами урана позволяют предположить, что в организме овец районов с повышенным содержанием урана существует регуляторный механизм, осуществляющий приспособительное перераспределение урана и ограничивающий его поступление в гонады. Овцы из районов нечерноземной зоны, неприспособленные к повышенному содержанию урана в среде, подобным механизмом регуляции не обладают и при избыточном поступлении урана в организм гонады животных мало защищены от проникновения и накопления в них урана.

При вычислении абсолютного содержания урана в органах и тканях, рассчитываемого на массу органа или ткани, было установлено, что 74—76% урана от общего его количества, содержащегося в целом организме овец, взятых из районов черноземной и нечерноземной зоны, приходится на опорно-покровные ткани (кости — 57—63%; кожа — 5,7—10%; шерсть — 5—8,9%). В мышцах откладывается 13—13,8%; в желудочно-кишечном тракте — 7,4% и во внутренних органах — 3,7—5,4%.

В организме овец из районов Иссык-Кульской котловины количество урана, приходящееся на опорно-покровные ткани, составляет 82—84%. При этом в шерсти и коже овец Иссык-Кульской котловины откладывается значительно больше урана, чем в тех же тканях овец из контрольных районов (16,7 и 19% соответственно). На долю мышц приходится 7,9—8,6% и на долю внутренних органов 2—3% от всего количества урана, содержащегося в целом организме овец.

Таким образом, у овец, адаптированных к повышенному содержанию урана во внешней среде, происходит такое распределение поступившего в организм урана, при котором основная его часть сбрасывается в опорно-покровные ткани — шерсть, кожу, кости. Попадая в шерсть животных, уран выключается из обмена веществ, становится балластным, «неактивным» элементом и периодически при линьке удаляется из организма. Шерстный покров животных следует рассматривать как один из каналов выведения поступившего в организм урана.

Озеро Иссык-Куль — часть уранового субрегиона биосферы — биогеохимической провинции Иссык-Кульской котловины. Изучение биогенной миграции урана в оз. Иссык-Куль проводилось с учетом биогеохимических пищевых цепей, показывающих пути и последовательность обогащения ураном их отдельных звеньев: порода, ил и вода, растительные и животные организмы бентоса и планктона, рыбы.

Экологические исследования проводились в прибрежной части озера, в так называемой продуктивной зоне. Эта зона, связанная с повышенным развитием харовых водорослей, узкой полосой в 10—30 *м* опоясывает озеро. Наличие своеобразного микроклимата для северного, восточного, южного и западного берегов Иссык-Куля, обусловленного его большими размерами (182 *км* в длину и 58 *км* в ширину), дало основание условно расчленить прибрежную зону водоема на 4 биоценоза. Все основные компоненты биогеохимических пищевых цепей изучались в условиях этих биоценозов.

Уран в воде и известковых конкрециях. Озеро Иссык-Куль является бессточным водоемом. Единственная расходная часть водного баланса — испарение, которое приводит к накоплению в озере растворенных солей, приносимых впадающими реками. Источником урана в озере являются горные и осадочные породы Иссык-Кульской котловины; содержание урана в кайнозойских отложениях, выстилающих котловину озера, составляет в среднем $5{,}8 \cdot 10^{-4}\%$ (Крылов, 1958). Среднее содержание урана в воде озера составляет $3{,}0 \cdot 10^{-6}\%$. Это на порядок больше, чем среднее содержание урана в морской воде и на один-два порядка больше, чем среднее содержание урана в реках и пресных озерах (Германов, 1963).

В Иссык-Куле накапливаются катионы Na, Mg и анионы SO_4, Cl. Это означает, что в озере начался процесс постепенного соленакопления, связанный с переходом воды от гидрокарбонатно-сульфатного класса к сульфатному. Реакция воды слабощелочная — величина pH варьирует в пределах от 8,50 до 8,80.

Сравнение физико-химических констант, характерных для оз. Иссык-Куль, с графиком полей устойчивости и форм нахождения урана в природных водах (Наумов, 1961), дает основание считать, что в воде озера соединения урана существуют в виде уранил-карбонатных комплексных анионов: $[UO_2(CO_3)_2(H_2O)_2]^{2-}$ и $[UO_2(CO_3)_3]^{4-}$. Вода озера пересыщена углекислым кальцием, на что указывают данные расчета произведения активной концентрации для ионов Ca^{2+} и CO_3^{2-}. В результате постепенного испарения иссыккульской воды в осадки озера выпадают малорастворимые карбонаты кальция. Анализы карбонатных конкреций показали, что содержание урана в них превышает величины $(1{,}12—1{,}76) \cdot 10^{-3}\%$ на сухое вещество. Для выяснения форм соединений урана был проведен последовательный фракционный анализ карбонатных конкреций — выделение водно-растворимой и обменной форм. Было выяснено, что 90% от всего урана, находящегося в карбонатных конкрециях, извлекается соляной кислотой. Следует ожидать, что уран, соосаждаясь с карбонатом кальция и магния, находится в этих конкрециях в виде труднорастворимых солей типа вторичных минералов урана, характерных для зоны окисления: ураноталлита — $Ca_2[UO_2(CO_3)_3] \cdot 9H_2O$, свартцита — $CaMg\,[UO_2(CO_3)_3] \cdot 12H_2O$, андерсонита — $CaNa_2[UO_2(CO_3)_3] \cdot 6H_2O$ и других.

Уран в илах. Установлено, что концентрация урана в илах озера Иссык-Куль, содержащих большой процент зольного остатка (82—91%), составляет $1{,}36—5{,}7 \cdot 10^{-4}\%$ на сухое вещество и лежит в пределах средних величин, приближаясь к концентрации урана в верхних горизонтах глубоководных осадков Черного моря (Старик и др., 1961). Концентрация урана в илах с меньшим процентом зольного остатка (90—74%) достигает больших величин и на целый порядок превышает сред-

ние величины накопления урана в морских осадках, образованных в процессе седиментации (Баранов, Кузьмина, 1958).

У р а н в б е н т о с н ы х р а с т е н и я х. Содержание урана определялось нами в водорослях и водных высших растениях, представленных в озере в массовом количестве. Из водной растительности больше всего урана концентрируют харовые водоросли, на сухое вещество которых приходится в 100—1000 раз больше урана, чем содержится его в озере и в полтора раза больше, чем в подстилающих илах. Установлена пропорциональная зависимость содержания урана в илах от содержания его в харовых водорослях, обитающих на этих илах. Концентрирование урана харовыми водорослями связано с накоплением ими карбонатов кальция: оболочки их стенок иногда образуют жесткий панцирь. Уран, накопленный в харовых водорослях в виде карбонатных минералов типа ураноталлита, после отмирания обогащает подстилающие илы, и очевидно, сохраняется там в виде тех же карбонатных минералов. Прошлогодние отмершие водоросли могут содержать в два раза больше урана, чем живые. Таким образом, накопление урана в илах озера Иссык-Куль происходит в основном биогенным путем через фитолитарии, образующиеся в харовых водорослях. Об этом свидетельствует, с одной стороны, избирательное накопление урана харовыми водорослями, концентрирующими карбонаты кальция и, с другой,— отсутствие физико-химических условий для каких-либо других путей накопления урана. Надо отметить, что большинство исследователей считают, что концентрирование урана органическим веществом может иметь абиогенное физико-химическое происхождение. Полученные нами данные о биогенном пути накопления урана играют определенную роль в развитии более общих представлений о миграции урана в природе. Содержание урана в других водорослях (Cladophora glomerata, Enteromorpha salina) и водных растениях (Potamogeton perfoliatus, Ceratophyllum demersum) ниже, чем у харовых водорослей.

У р а н в ж и в о т н ы х о р г а н и з м а х б е н т о с а и в п л а н к т о н е. Содержание урана определялось в бентосных организмах, которые встречаются в массовом количестве и имеют большое значение в питании иссыккульских рыб: моллюски — Radix auricularia L., ракообразные сем. Gammaridae, личинки комаров (сем. Tendipedidae), личинки стрекоз (отряд Odonata). Бентосные организмы накапливают в 10—80 раз больше урана на сухое вещество, чем его содержится в воде. Среди бентосных организмов больше всего урана накапливают моллюски, в скелетах которых содержится $3{,}15 \cdot 10^{-4}\%$ урана на сухое вещество. Так как известковые скелеты моллюсков состоят из кальцита и арагонита, то уран, вероятно, находится в них в форме карбонатов типа ураноталлита. Моллюски R. auricularia, собранные с харовых водорослей, содержат в 3 раза больше урана, чем моллюски, собранные на камнях. В свою очередь пища моллюсков по содержанию урана тоже различается: харовые водоросли (детрит) и диатомовые, живущие на них, содержат, в среднем, $2{,}0 \cdot 10^{-3}\%$ урана на сухое вещество, а диатомовые водоросли — обрастание камней — $6{,}8 \cdot 10^{-4}\%$. Содержание урана в пробе планктона, которая состояла на 90% из веслоногих рачков Diaptomus salinus Dad., было $2{,}2 \cdot 10^{-4}$ на сухое вещество.

Уран в рыбах. Промысловые рыбы оз. Иссык-Куль представлены видами Leuciscus bergi Kaschkarov (чебачок), Leuciscus schmidti Herz. (чебак), Schizothorax issykkuli Berg. (маринка), Diptychus maculatus Steind. (осман), Cyprinus carpio L. (карп); сорные рыбы — Nemachilus strauchi Anikin (усан или голец), Gobio gobio latus Anikin (пескарь) и Phoxinus issykkulensis Berg (гольян). Данные по содержанию урана в целом организме рыб представлены в табл. 85. В среднем сорные рыбы накапливают в три—пять раз больше урана, чем промысловые. Это обусловлено различными пищевыми цепями накопления урана для разных видов рыб, что находится в тесной связи с различным набором пищевых компонентов. Общей закономерностью для всех

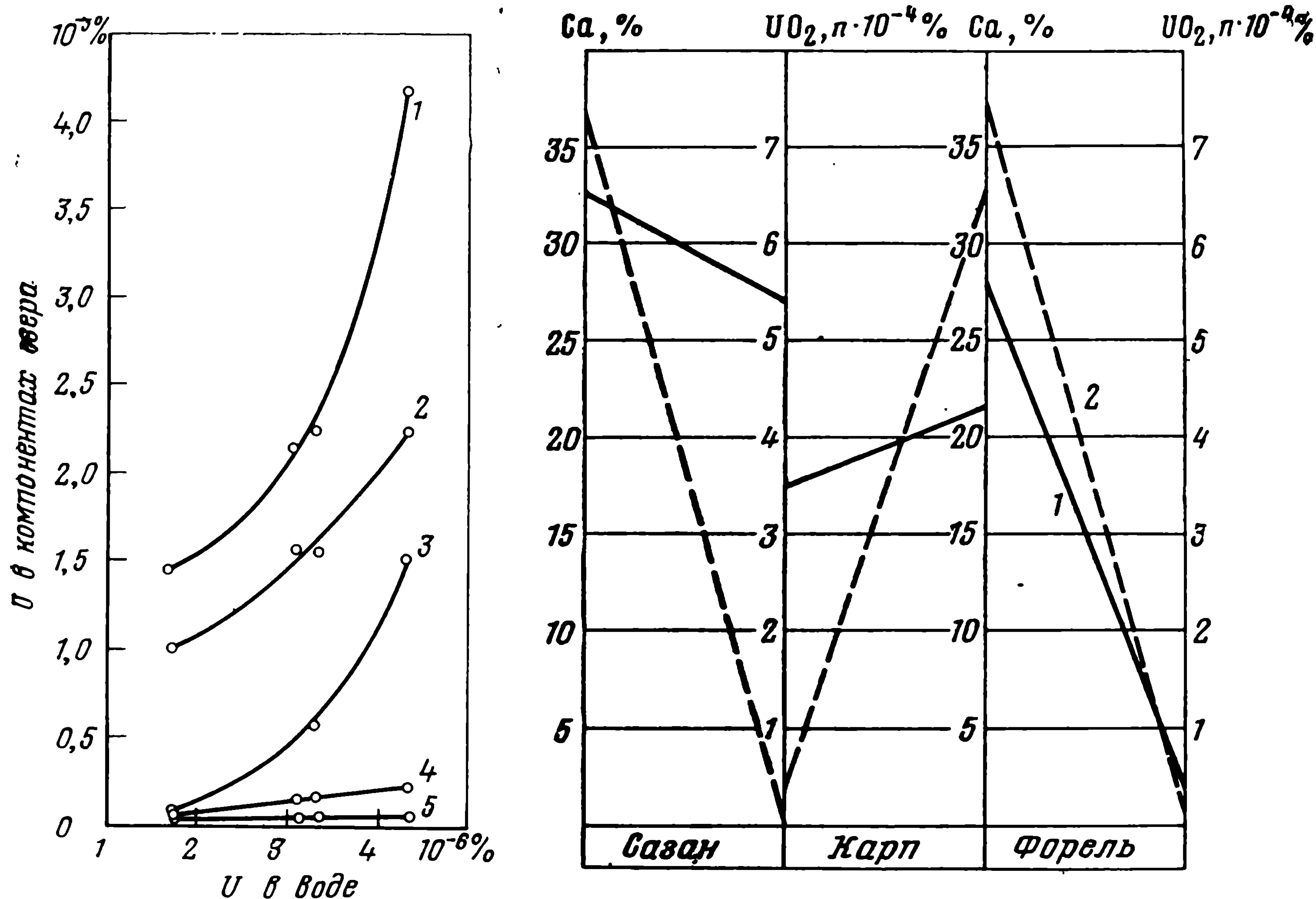


Рис. 112. Накопление урана организмами и илами, в зависимости от содержания его в воде

1 — харовые водоросли, 2 — илы (под харовыми), 3 — нитчатые водоросли, 4 — бентос, 5 — рыбы

Рис. 113. Соотношение кальция и ионов уранила в костях рыб

1 — рыба из оз. Иссык-Куль; 2 — рыбы из контрольных водоемов

рыб является еще меньшее концентрирование ими урана по сравнению с организмами бентоса.

Таким образом, при изучении биогенной миграции урана в оз. Иссык-Куль было установлено, что концентрирование урана у животных происходит опосредованно, через пищевые цепи, причем содержание урана и градиент его накопления уменьшаются с усложнением пищевой цепи организмов в последовательности: водоросли — животные организмы бентоса — рыбы (рис. 112). Первичное накопление урана в илах озера может происходить биогенным путем и генетически связано с прижизненным концентрированием его харовыми водорослями, прикрепленными к илам.

Таблица 85

Содержание урана в рыбах (средние пробы) из оз. Иссык-Куль [1]

Рыбы	Содержание урана, в % на сухое в-во	Рыбы	Содержание урана, в % на сухое в-во
Сорные рыбы		Промысловые рыбы	
гольяны	$9{,}0\cdot10^{-5}$	чебачок	$3{,}4\cdot10^{-5}$
усаны	$1{,}2\cdot10^{-4}$	чебак	$2{,}7\cdot10^{-5}$
пескари	$5{,}1\cdot10^{-5}$	маринка	$2{,}8\cdot10^{-5}$
		осман	$2{,}6\cdot10^{-5}$
		карп	$2{,}5\cdot10^{-5}$

[1] Содержание урана в воде озера — $3{,}3\cdot10^{-6}$%.

Таблица 86

Распределение урана по органам и тканям рыб (в % на сухое вещество)

Водоем	Органы и ткани	Кости	Жабры	Чешуя
Озеро Иссык-Куль	форель	$1{,}0\cdot10^{-5}$	$1{,}1\cdot10^{-5}$	—
	судак	$1{,}1\cdot10^{-5}$	$1{,}2\cdot10^{-5}$	—
	осман	$4{,}0\cdot10^{-5}$	$3{,}8\cdot10^{-5}$	—
	маринка	$4{,}8\cdot10^{-5}$	$4{,}3\cdot10^{-5}$	—
	чебак	$5{,}2\cdot10^{-5}$	$6{,}0\cdot10^{-5}$	$1{,}3\cdot10^{-4}$
	чебачок	$6{,}1\cdot10^{-5}$	$5{,}1\cdot10^{-5}$	$1{,}0\cdot10^{-4}$
	карп	$9{,}3\cdot10^{-5}$	$7{,}3\cdot10^{-5}$	$1{,}4\cdot10^{-4}$
	сазан	$2{,}0\cdot10^{-4}$	$4{,}7\cdot10^{-5}$	$1{,}2\cdot10^{-4}$
Контрольные водоемы: оз. Севан (1) и Савинские пруды, Подмосковье (2)	форель (1)	$1{,}3\cdot10^{-6}$	$6{,}5\cdot10^{-7}$	—
	карп (2)	$1{,}1\cdot10^{-5}$	$3{,}7\cdot10^{-6}$	$6{,}2\cdot10^{-6}$

Распределение урана в организме рыб и концентрирование его органами и тканями происходило также под влиянием пищевых цепей и степени обогащенности ураном их звеньев. Оно исследовалось у следующих видов иссыккульских рыб: форели Salmo ischchan issykogegarkuni Lushin, судака (Lucioperca lucioperca L.), маринки (Schizothorax issykkuli Berg), османа (Diptychus dybowskii Lansdelli), чебака (Leuciscus schmidti Herz), чебачка (Leuciscus bergi Kaschkarov), карпа (Cyprinus carpio L.), сазана (Cyprinus carpio L.). Распределение урана в рыбах определялось по результатам анализов средних проб органов и тканей, полученных от 5—50 рыб. Для анализов брали половозрелых рыб одного возраста, чтобы избежать существующих возрастных отклонений в накоплении урана. Результаты анализов сведены в табл. 86. Для сравнения приводятся данные по распределению урана в органах и тканях рыб из контрольных водоемов.

У иссыккульских рыб существует определенная дифференциация органов и тканей по степени концентрирования ими урана. В организме рыб уран откладывается в основном в группе опорно-покровных тканей: чешуе, плавниках, костях, жабрах, коже. Известно, что ионы уранила, внедряясь в апатитное вещество костной ткани, вытесняют кальций (Ньюман У. и Ньюман М., 1961). Нами было установлено, что антагонизм ионов UO_2^{2+} и Ca_2^{+} выявляется при сравнении иссыккульских рыб с соответствующими видами из контрольных водоемов (рис. 113). Из паренхиматозных органов больше всего концентрируют уран почки и печень, выполняющие в организме барьерные функции. Почки иссыккульских рыб содержат в 10—60 раз больше урана, чем почки рыб из контрольных водоемов, что свидетельствует об урановой нагрузке у этих рыб. При пересчете содержания урана на орган выявлены определенные закономерности распределения урана в организме рыбы: 92,7% приходится на опорно-покровные ткани; 3,3% — на гонады; 0,48% — на печень; 0,28% — на почки; 0,19% содержится в крови. Таким образом, и по содержанию абсолютных количеств урана в целых организмах наблюдаются аналогичные закономерности в его распределении: поступающий с пищей в организм рыб уран откладывается в основном в опорно-покровных тканях и, благодаря этому, не нарушает основных физиологических функций организма.

У рыб из контрольных водоемов (карп из подмосковных Савинских прудов и форель из оз. Севан) распределение урана по органам и тканям осуществляется равномерно, причем в опорно-покровных тканях и почках содержится на порядок меньше урана, чем у рыб из оз. Иссык-Куль. При этой малой концентрации урана во внешней среде у рыб не-

Мышцы	Почки	Печень	Гонады (икра)	Гонады (молоки)	Кровь
$9,5\cdot10^{-7}$	$7,5\cdot10^{-6}$	$5,7\cdot10^{-7}$	$1,1\cdot10^{-6}$	$1,2\cdot10^{-6}$	$1,3\cdot10^{-6}$
$2,6\cdot10^{-6}$	$6,0\cdot10^{-6}$	$3,3\cdot10^{-6}$	—	—	—
$4,5\cdot10^{-6}$	$1,5\cdot10^{-5}$	$4,1\cdot10^{-6}$	$2,7\cdot10^{-6}$	$4,2\cdot10^{-6}$	$1,6\cdot10^{-6}$
$4,8\cdot10^{-6}$	$4,9\cdot10^{-5}$	$2,0\cdot10^{-5}$	$2,8\cdot10^{-6}$	$3,0\cdot10^{-6}$	$1,2\cdot10^{-6}$
$4,2\cdot10^{-6}$	$1,7\cdot10^{-5}$	$5,3\cdot10^{-6}$	$5,4\cdot10^{-6}$	$2,5\cdot10^{-6}$	$3,7\cdot10^{-6}$
$5,9\cdot10^{-6}$	$2,3\cdot10^{-5}$	$1,4\cdot10^{-5}$	$5,8\cdot10^{-6}$	$2,7\cdot10^{-6}$	$3,0\cdot10^{-6}$
$4,0\cdot10^{-6}$	$1,1\cdot10^{-5}$	$8,0\cdot10^{-6}$	$5,8\cdot10^{-6}$	$1,9\cdot10^{-6}$	$2,7\cdot10^{-6}$
$6,1\cdot10^{-6}$	$2,1\cdot10^{-5}$	$1,2\cdot10^{-5}$	$1,0\cdot10^{-5}$	$1,0\cdot10^{-5}$	$2,3\cdot10^{-6}$
$3,4\cdot10^{-7}$	$1,2\cdot10^{-7}$	$3,7\cdot10^{-7}$	$8,5\cdot10^{-7}$	$9,9\cdot10^{-7}$	$9,4\cdot10^{-7}$
$8,0\cdot10^{-7}$	$1,3\cdot10^{-6}$	$2,6\cdot10^{-6}$	$5,0\cdot10^{-6}$	$1,0\cdot10^{-6}$	$3,2\cdot10^{-6}$

действует защитный механизм депонирования урана опорно-покровными тканями.

Следует отметить, что содержание урана в гонадах иссыккульских и соответствующих контрольных рыб находится на одном и том же уровне. Это позволяет считать, что в организме рыб осуществляется приспособительное перераспределение урана, которое направлено на создание определенного уровня содержания его в гонадах. Исследования по содержанию урана в гонадах разных видов рыб (морских и речных), полученных из различных водоемов, показали, что количество урана в них находится на том же уровне, что и у иссыккульских рыб и является, по-видимому, постоянным признаком рыб, мало зависящим от содержания его в среде обитания. Еще неизвестна, но вполне вероятна роль урана в функции гонад.

Изучение этого вопроса представляет большой теоретический интерес, так как биологическое значение урана еще не выяснено. По нашим данным, содержание урана в органах и тканях разных видов рыб различно и находится в зависимости от количества урана, попадающего в организм рыбы с пищей. Больше всего урана поступает в организм растительноядных рыб с короткой цепью питания — сазана, чебачка, у которых весовая доля растительной пищи составляет соответственно 56% и 76%. Меньше всего урана поглощают хищные рыбы, например, форель, пища которой состоит в основном из сорных рыб, имеющих сложную цепь питания.

Субрегионы биосферы — урановые биогеохимические провинции. Урановая биогеохимическая провинция Иссык-Кульской котловины, включая оз. Иссык-Куль, определенно вырисовывается по содержанию урана во всех звеньях биогеохимической пищевой цепи: почвообразующих горных породах, почвах, илах озера, водах, растениях наземных и озера, кормах, суточных рационах наземных животных, компонентах пищи рыб, животных организмах (овцы, рыбы).

Территория наземной биогеохимической урановой провинции Иссык-Кульской котловины не является однородной: наиболее высокие концентрации урана характерны для западной части подгорной равнины района Кок-Майнок (шлейф горы Кзыл-Омпул) и для южных районов Каджи-Сая (шлейф горного хребта Терскей-Алатау). Эти районы, особенно Кок-Майнок, характеризуются распространением морфологической изменчивости у растений — концентраторов урана и накоплением урана в организме животных, в их тканях и органах, сильнее в опорно-покровных тканях. В других районах долины, хотя уровень урана повышен, но критические его концентрации не достигаются и биологические реакции

не встречаются или мало выражены. В восточной части долины наблюдаются близкие к норме концентрации урана в почвах и растениях. Следовательно, урановая биогеохимическая провинция Иссык-Кульской котловины неоднородна и в различных районах характеризуется различной концентрацией урана в биосфере. Но биологическая роль урана еще не выяснена, что создает трудности в определении причинных зависимостей между биологическими эффектами и концентрацией урана в биосфере. В изученной урановой провинции у животных этого района установлена лучшая способность регулировать обмен урана сравнительно с другими районами (например, в черноземной или нечерноземной зоне), где содержание урана является нормальным. У человека и животных нами не была обнаружена патология, характерная для действия урана. У человека не наблюдалось увеличенного числа случаев патологии беременности и развития плода. Правда, в условиях урановой провинции не исследовалось образование в животном организме различных форм соединений урана, не изучалась патология тканей, наиболее сильно концентрирующих уран (костная ткань позвонков, почки), не было выяснено значение образования в организме лимонной кислоты, как возможного механизма защитных реакций, изменений активности ферментов углеводного обмена, образования холестерола и других биохимических признаков действия урана (Ковальский, Воротницкая, Лекарев, Никитина, 1968).

Путем моделирования условий урановой провинции в опытах на кроликах В. С. Лекаревым (1968) было показано активирование кислой и щелочной фосфатазы почек, вероятно, путем образования координационных связей фермента с металлом. Ксантиноксидаза и аргиназа не проявляли при этом чувствительности к урану. Заслуживает внимания возможность торможения уранил-йоном гормонообразовательной функции щитовидной железы (Кладиенко, 1959, и др.). Интересны исследования Грина и сотрудников (Mackler et al., 1954; Mahler a. oth., 1954), показавшие восстановление активности ксантиноксидазы, альдегидоксидазы (из которых был удален молибден) при инкубации с ураном или вольфрамом. Эта область биохимических исследований перспективна и необходима для решения важных вопросов обмена урана в животном организме и влияния его на обменные процессы в условиях урановой биогеохимической провинции.

Но уран, как известно, является радиоактивным веществом, α-излучателем. Геохимическая экология в условиях урановых провинций должна изучить возможные влияния α-излучений урана, накапливающегося в тканях животных (овец, рыб). При этом, по-видимому, здесь не достигаются концентрации, могущие вызвать биологические эффекты. Поэтому возникает вопрос о возможности специфического концентрирования урана в клеточных органеллах. Исследовались гонады овец и рыб, как органы, особенно чувствительные к радиоактивным излучениям. Было установлено для семенников баранчиков Калужской обл., в пищу которых добавляется уран в количествах, соответствующих его содержанию в пище овец урановой провинции, что в клеточных ядрах, митохондриях, надосадочной жидкости содержание урана может быть более высоким в 5—18 раз по сравнению с целой тканью семенника. В молоках и икре иссык-кульских рыб клеточные органеллы также являются концентраторами урана (в 4—6 раз) по сравнению с целыми железами. В таких условиях мощность поглощенной дозы урана, как α-излучателя, рассчитанная для ядер, митохондрий, выделенных из клеток семенников и яичников, в некоторых случаях достигает величины возможного локального действия внутреннего облучения. Эффекты такого локального действия урана, как α-излучателя, остаются еще не изученными. Этот вопрос представляет интерес также в связи с экспериментально доказанной возможностью возникновения злокачественных опухолей в местах длительной задержки урана (кости, легкие) (Hueper a. oth., 1952; Эйзенбад, Квигли, 1958).

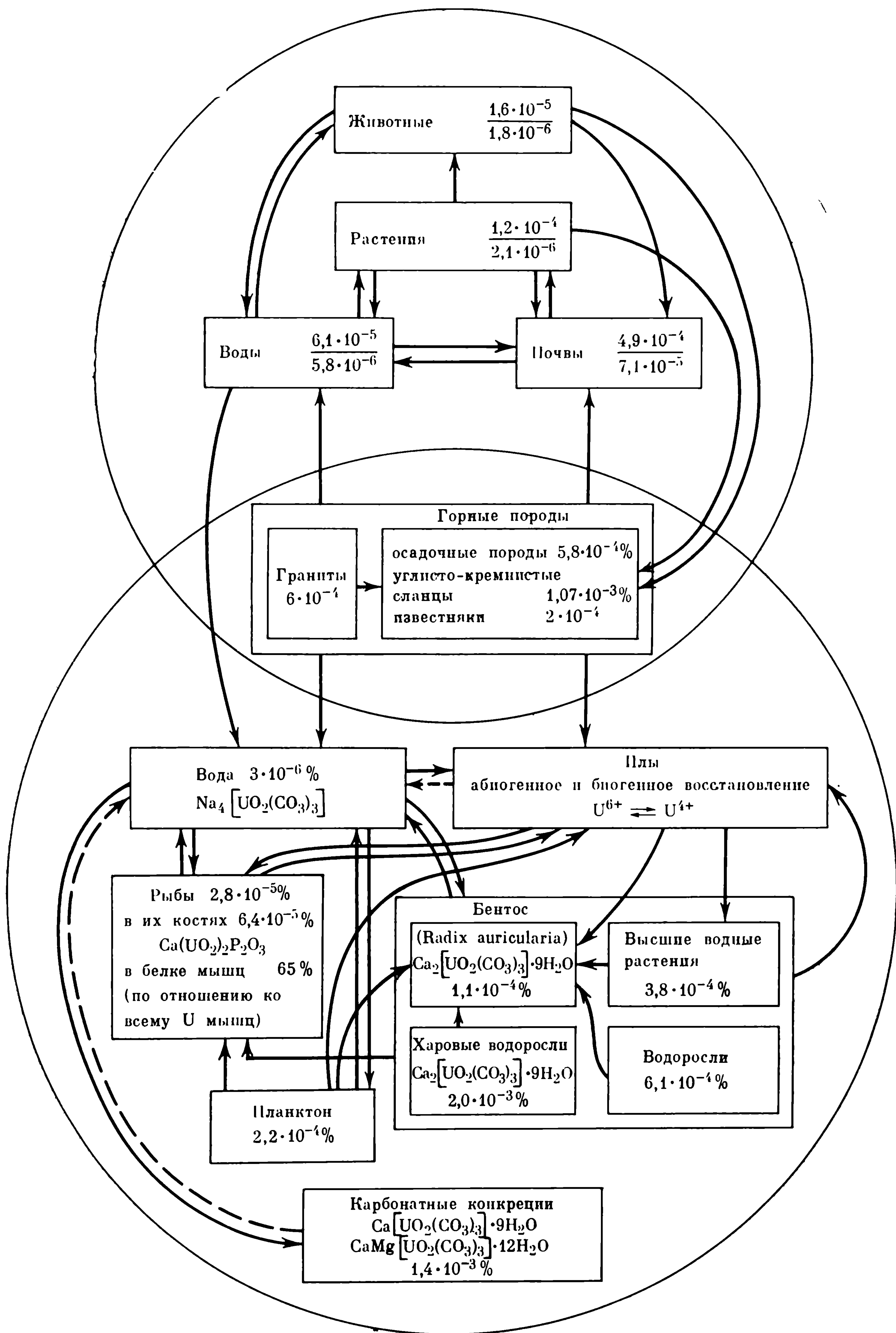


Рис. 114. Экологические связи между звеньями биогеохимической пищевой цепи, концентрированием урана организмами и ураном геохимической среды в условиях уранового субрегиона биосферы Иссык-Кульской котловины

В условиях субрегиона биосферы — урановой биогеохимической провинции Иссык-Кульской котловины хорошо выражена роль биогенных факторов в миграции урана в биосфере и с полной очевидностью показана зависимость жизни от степени накопления урана в геохимической среде (рис. 114). В верхней части приведенного рисунка дана количественная характеристика наземной (Иссык-Кульская предгорная равнина), в нижней — водной (оз. Иссык-Куль) частей урановой биогеохимической провинции. Здесь хорошо показаны экологические связи в природных условиях между звеньями биогеохимической пищевой цепи, концентрированием урана организмами и ураном геохимической среды.

Глава 18

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ СУБРЕГИОНА БИОСФЕРЫ, ОБОГАЩЕННОГО СЕЛЕНОМ

При резко выраженном избытке и возможном недостатке селена в среде у животных возникают дисфункции обменных процессов, эндемические заболевания (например, при избытке селена — селеновый токсикоз, при возможном недостатке селена — беломышечная болезнь), приводящие к снижению жизнеспособности организмов. Существуют биогеохимические провинции с избытком селена. Они характеризуются высоким количеством элемента в горных породах, почвах, растительных и животных организмах и проявлением специфических реакций у организмов (адаптаций, заболеваний, уродств). Территории, обогащенные селеном, установлены и изучены в США, Канаде, Ирландии, Израиле, Австралии, Южной Африке и других странах (Rosenfeld, Beath, 1954; Russell, Dunkan, 1956). Известны также значительные территории с недостаточным содержанием селена.

Селеновые провинции возникают в результате выветривания осадочных пород, содержащих значительные количества элемента, который переходит в почвы и усваивается растениями. Это наблюдается в США, где селеном обогащены осадочные породы палеозоя. Образование селеновых провинций может происходить и другим путем. В процессе выветривания некоторых гидротермальных сульфидных месторождений селен, попадая в зону окисления, мигрирует с водами, переосаждается и тем самым обогащает почвы. Примерами могут служить выносы элемента из шламов сульфидных руд Мексики и отложение его на аллювиальных почвах в долине р. Гуанаджиат (Byers, 1937), в бассейне р. Крик (Юта) (Lakin, Byers, 1948) и в Идаго (Trelease, Beath, 1949). Вскрытие колчеданных месторождений Южного Урала сопровождается аналогичным процессом, так как по данным Н. А. Читаевой (1965) пробы почв на Гайском месторождении содержат высокие количества элемента ($7 \cdot 10^{-5}$—$1{,}7 \cdot 10^{-3}$%).

В Советском Союзе биогеохимические провинции с избытком селена не были известны. Имелись отдельные указания о повышенном содержании селена в осадочных породах некоторых районов Тувы (Синдеева, 1959; Бурьянова, 1961). Однако оставалось неясным, являются ли эти территории биогеохимической провинцией. Биогеохимические исследования, проведенные на территории Тувинской АССР в 1964—1965 гг., позволили выявить новый субрегион биосферы — азональную селеновую провинцию (Ермаков, Ковальский, 1968).

Биогеохимическая селеновая провинция Тувы занимает центральную часть Барыкской долины. С юга, запада и востока она окружена горами — отрогами хр. Берт-Даг. На северо-востоке долины имеются островные горы (Бай-Даг, Сухая), спускающиеся к реке Улуг-Хем. По долине протекает руч. Барык, имеющий сток в р. Улуг-Хем только в период обильных дождевых осадков и ранней весной.

Территория исследуемого района сложена мощной серией осадков среднего девона, верхнего девона и нижнего карбона, наслаивающихся на силурийскую и нижнедевонскую осадочно-вулканогенные толщи. Литологический состав пород однообразен. Преобладают гравелистые, сцементированные известью песчаники и конгломераты. Верхние горизонты девона, а также отложения нижнего карбона, проявляющиеся на поверхности современного рельефа, характеризуются преобладанием более тонкозернистых и пестроцветных пород: алевролитов, мелкозернистых песчаников, известняков (Леонтьев, 1956).

На исследуемой территории широко распространены светло-каштановые и каштановые супесчаные почвы на продуктах выветривания среднедевонских песчаников.

Каштановые почвы формируются в условиях слабого увлажнения, и в них обычно нет гипсового горизонта. Отсутствие его связано с очень высокой водопроницаемостью почвенного профиля и подстилающих пород (песчаников), а также с незначительной способностью капиллярного поднятия влаги. Резко континентальный климат и наличие вечной мерзлоты усиливают влияние экспозиции склона на распределение почвенного и растительного покрова (Носин, 1963).

Растительный покров всхолмленных полупустынных степей представлен змеевко-житняковой, полынно-караганной и нанофитоно-полынной формациями. Флора селеновой провинции обеднена по сравнению с другими районами Тувы. Общая численность видов не превышает тридцати. На каменистых каштановых почвах количество видов сокращается до 10—15. Наиболее характерны Nanophyton erinaceum (Pall) Bge., Artemisia glauca L., Caragana spinosa (L) DC., C. Bungei Ldb., Thymus bituminosus Klok, Alyssum lenense Adams, A. biovulatum N. Busch., Stipa capillata L.

Высота травостоя не превышает 20 *см,* покрытие равно 40%. Урожайность сухой массы от 2 до 4,5 *ц/га* (Носин, 1963).

Холодная малоснежная зима, теплое лето, малое количество осадков (с мая по август выпадает 143 *мм* осадков) и большая амплитуда абсолютных и суточных температур — характерные особенности климата исследуемой территории. Малое количество осадков определяет круглогодичное содержание домашних животных на подножном корме.

Селен в выветрелых горных породах. Содержание селена в горных породах колеблется от $8 \cdot 10^{-6}$ до $1,92 \cdot 10^{-3}$%. Образцы каменного материала отдельных участков различаются по количеству элемента. Повышенные концентрации селена ($6,9 \cdot 10^{-5}$%) обнаружены в среднеюрских песчаниках (г. Кызыл), в породах из Уюгской долины с содержанием элемента $4,9 \cdot 10^{-5}$—$2,4 \cdot 10^{-4}$%. Другим аномальным участком является долина р. Барык (пос. Ийи-Тал). Селен концентрируется здесь в среднедевонских розовато-серых песчаниках (до $1,92 \cdot 10^{-3}$%). Остальные типы пород (алевролиты, гравелит, серые и зеленовато-серые песчаники) содержат элемента значительно меньше — от $1,7 \cdot 10^{-5}$ до $5 \cdot 10^{-5}$%.

Как мы уже отмечали, высокие концентрации селена в осадочных среднедевонских отложениях (до 0,62%) найдены Е. З. Бурьяновой (1961). Распространение селена в них крайне неравномерное как по простиранию, так и по мощности разреза. Визуально селенсодержащие породы девона ничем не отличаются от пород, не содержащих его. Это полимиктовые розовые и розовато-серые песчаники с ломонтито-кальциевым цементом, содержащие в различных количествах обломки зеленоватых

и бурых алевролитов. Селенсодержащие осадочные породы характеризуются низким содержанием серы и отношением S : Se, в среднем равном 135.

На рис. 115 приведена вариационная криптограмма распределения селена в 70 образцах каменного материала. Из нее видно, что чаще встречаются пробы с $1 \cdot 10^{-5}$—$3 \cdot 10^{-5}$% селена. Среднее содержание селена в 42 выветрелых породах из контрольных районов Тувы $2,9 \cdot 10^{-5} - 2 \cdot 10^{-6}$%. Это больше среднего значения ($1,4 \cdot 10^{-5}$%), данного Н. Д. Синдеевой (1959) для пород СССР, но меньше цифры, приводимой А. П. Виноградовым (1962) для осадочных пород ($6 \cdot 10^{-5}$%). Различия обусловлены характером проб. С одной стороны, в собранной нами коллекции имеются эффузивные кислые породы, с другой — осадочные, которых большинство. Однако последние сильно эрозированы, и, по-видимому, часть селена из них растворилась и мигрировала в современные отложения. В песчаниках, которые составляют большинство проб, содержание селена варьирует, так как они более проницаемы, чем другие породы. Следует заметить, что повышенные концентрации элемента от $4 \cdot 10^{-5}$ до $8,2 \cdot 10^{-5}$% были найдены в трех пробах каменного угля, относящихся к нижнему карбону.

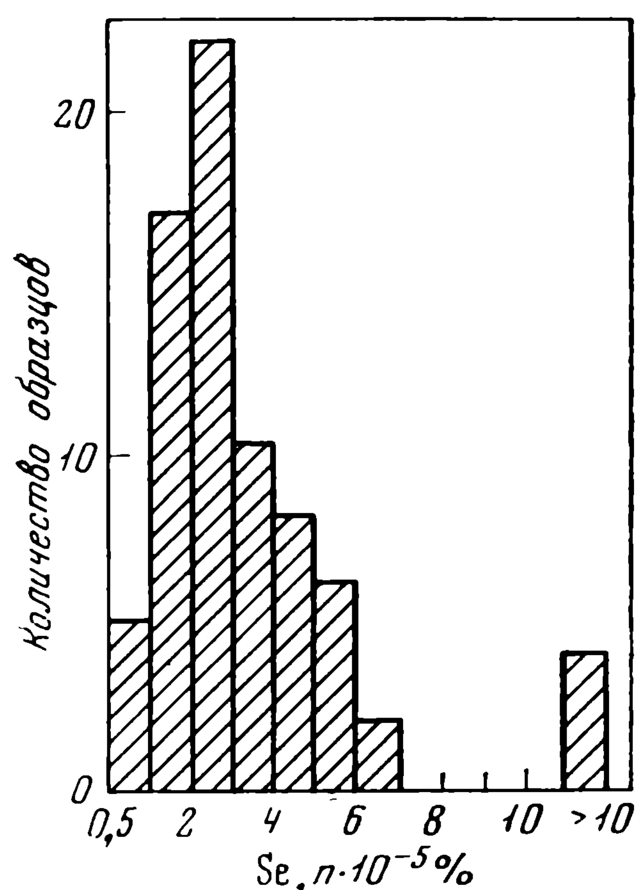


Рис. 115. Вариационная криптограмма распределения селена в горных породах Тувы

Селен в почвах. В селеновых биогеохимических провинциях США почвы содержат селена в среднем $1 \cdot 10^{-4}$—$3 \cdot 10^{-4}$%. Они имеют щелочную реакцию и свободный карбонат кальция (Trelease, Beath, 1949). В почвах контрольных районов присутствует от $1 \cdot 10^{-6}$ до $n \cdot 10^{-5}$% селена (Williams a. oth., 1940; Byers, 1937). Основная масса селена в почвах находится в виде селенидов и элементного селена. Присутствуют также селенаты, селениты и органические соединения (Rosenfeld; Beath, 1964). Данных по содержанию селена в почвах СССР мало. По А. П. Виноградову (1957) содержание селена в почвах Русской равнины равно $1 \cdot 10^{-6}$%.

В табл. 87 приведено содержание селена в почвах различных районов СССР. Количество элемента изменяется от $1,2 \cdot 10^{-6}$ до $4 \cdot 10^{-4}$%. В песчаных и подзолистых почвах Московской обл. найдено $1,2 \cdot 10^{-6}$—$2 \cdot 10^{-6}$%, селена, что близко к данным, приводимым А. П. Виноградовым (1957). Черноземы, дерново-подзолистые, серые лесные и торфяные почвы значительно богаче селеном.

В верхних горизонтах различных почв Тувинской АССР в среднем $1,8 \cdot 10^{-5} - 3 \cdot 10^{-6}$% элемента (22 образца). Повышенные концентрации (7, $8 \cdot 10^{-5}$—$1,1 \cdot 10^{-4}$%) обнаружены в двух пробах горных темно-каштановых супесчаных почв в долине р. Уюг, где селеном обогащены породы, а также в светло-каштановых и каштановых супесчаных почвах в Барыкской долине ($8,2 \cdot 10^{-5} - 9 \cdot 10^{-6}$%), где также выявлено повышенное содержание селена в почвообразующих породах. Здесь почвы содержат $2 \cdot 10^{-4}$—$4 \cdot 10^{-4}$% селена и занимают 1,2 *км*². На территории 15 *км*² в почвах селена содержится $7 \cdot 10^{-5}$—$1 \cdot 10^{-4}$%.

Площадь, где содержание селена равно $4 \cdot 10^{-5}$%, составляет около 100 *км*² (рис. 116).

Высокое содержание селена отмечено в образцах сероземов из Узбекистана ($8,5 \cdot 10^{-5}$—$2,2 \cdot 10^{-4}$%), которые по данным В. В. Ковальского и др. (1966) обогащены также ванадием и молибденом.

Среднее содержание селена в почвах различных районов СССР (77 проб), не включая территорий с повышенным количеством элемента,

Таблица 87

Сравнительное содержание селена в почвах Тувы в различных зонах СССР

Почва	Горизонт, глубины, см	Место отбора проб	Содержание селена, $n \cdot 10^{-5}$ %
Пойменная луговая среднесуглинистая (2)	A_{0-20}	Московская область Звенигородский район, д. Луцино	0,12
Дерново-слабоподзолистая песчаная	Разрез О—120	Ст. Раздоры, сосновый бор	0,2
Темно-серая лесная на тяжелом суглинке (2)	A_{0-20}	Минское шоссе, смешанный лес	1,1—3,2
Слабоподзолистая песчаная	Разрез О—110	Читинская обл., ст. Сосновый бор	0,17
Мощный глинистый чернозем на желтопалевом суглинке под разнотравной целинной степью	Разрез О—270	Курская область, Стрелецкая степь, Центральный степной заповедник им. Алехина	3,7
Дерново-подзолистая суглинистая на тяжелом суглинке, подстилаемом глиной	A_{0-20}	Латвийская ССР, лиственный лес	3,2
Перегнойно-глеевая песчаная на песке, подстилаемом карбонатной гравийной глиной	A_{0-20}	Латвийская ССР, пашня	3,7
Дерново-глеевая суглинистая на глине	A_{0-20}	То же	0,54
Торф низинный (осоково-гипновый, слабо разложен)	T_{12-20}	»	3,4
Дерново-подзолистосуглинистая на моренном тяжелом суглинке	A_{0-20}	Латвийская ССР, залежь	1,8
Бурая горнолесная суглинистая	A_{10-7}	Армянская ССР, с. Анвакан	3,3
Темный серозем	A_{0-20}	Узбекская ССР, Уч. Агалык	1,6
Светлый серозем	A_{0-20}		0,45
Темный серозем на силурийских кремнистоуглистых сланцах	A_{0-10}	Узбекская ССР, Уч. Талы западный	22,0
Светло-каштановые и каштановые супесчаные почвы на продуктах выветривания среднедевонских песчаников (48)	AB_{0-40}	Тувинская АССР, пос. Йии-Тал, Барыкская долина	8,5±0,9
Горные каштановые (2)	A_{10-10}	Тувинская АССР, Уюгская долина, т. 41 и 44	7,8—11,0
Различные почвы Тувинской АССР вне селенопроявлений (22)	AB_{0-20}	Тувинская АССР, Бий-Хемский, Тожжинский, Каа-Хемский и Улуг-Хемский районы	1,8—0,3

Примечание:
1. В скобках указано количество образцов почв.
2. Содержание селена в почвенных разрезах рассчитано по отношению $\frac{\Sigma C_i l_i}{\Sigma l_i}$, где C_i — концентрация селена в l_i - том почвенном горизонте, l_i — высота отдельного горизонта.
3. Среднее содержание селена в почвах Тувы (горизонты А — В) дано в виде $M \pm m$.

$1,6 \cdot 10^{-5}$ — $3 \cdot 10^{-6}$%. Это в 5 раз меньше, чем среднее содержание селена в почвах из долины р. Барык (Тува).

В нижних горизонтах тувинских почв концентрация селена значительно больше, чем в верхних. Как правило, высокое содержание селена наблюдается в карбонатном горизонте. Это объясняется близким залега-

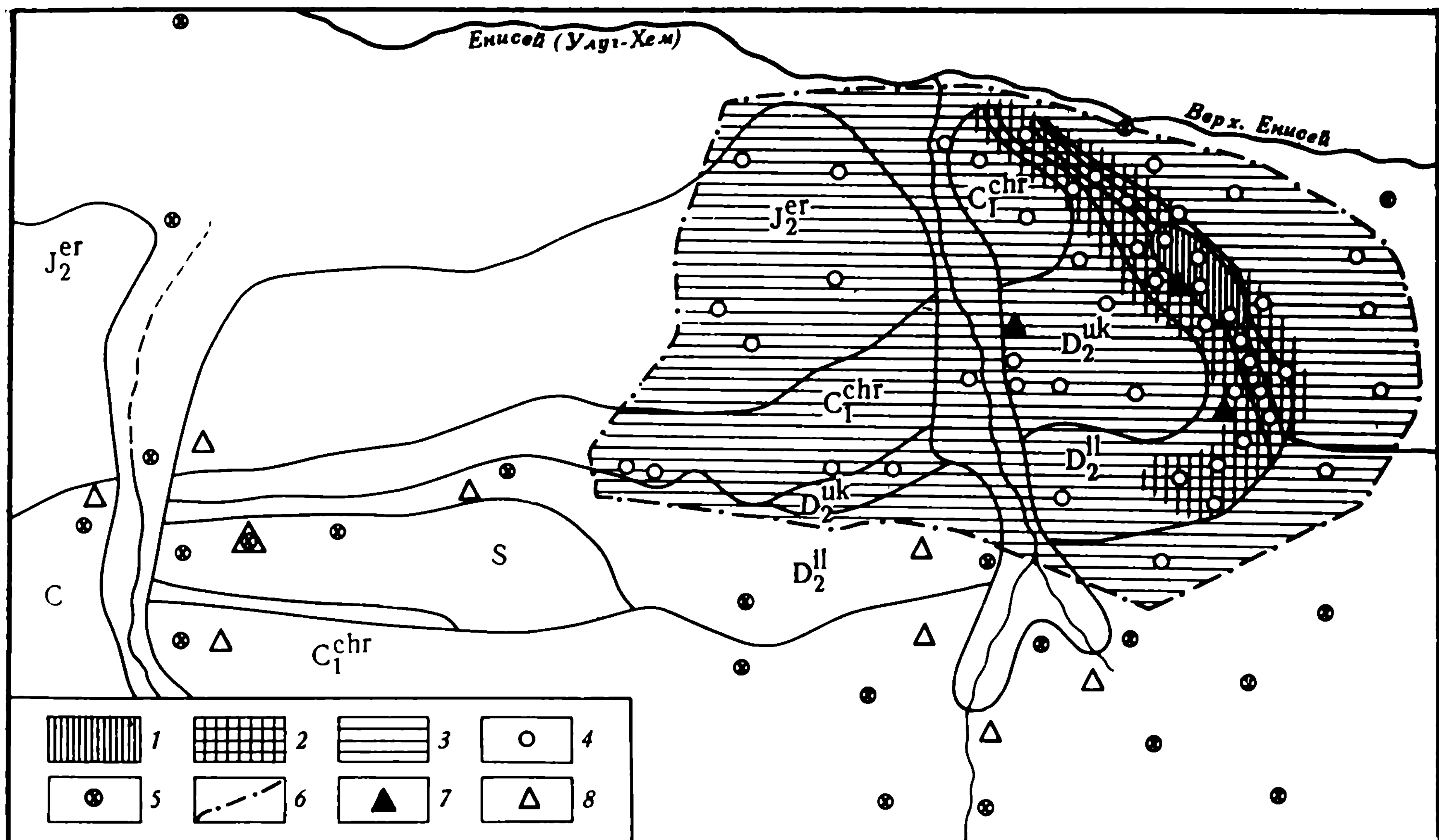


Рис. 116. Схематическая карта распределения селена на территории Улуг-Хемской селеновой провинции

Содержание селена в почвенном покрове: *1* — $2\cdot10^{-4}$—$4\cdot10^{-4}$ %; *2* — $7\cdot10^{-5}$—$1\cdot10^{-4}$ %; *3* — $4\cdot10^{-5}$—$7\cdot10^{-5}$ %. Точки отбора проб: *4* — в пределах провинции; *5* — вне обогащения; *6* — предполагаемая граница селеновой провинции; *7* — стоянка отар, где отмечены признаки токсикоза овец, *8* — контрольные отары

нием почвообразующих карбонатных пород. По-видимому, с карбонатами связывается значительная часть селена. Гумусовый горизонт этих почв (0—20 *см*) обладает слабым аккумулированием селена. Песчаная и светло-каштановая почвы не накапливают элемент в верхних горизонтах, а в типичном черноземе обогащение четко выражено.

В почвах Великой равнины США селен также не накапливается в верхних горизонтах, и содержание его увеличивается с глубиной. По-видимому, отмеченное явление характерно для почв с чертами усиленной элювиальности в условиях засушливого климата.

Проводилось определение водно-растворимых форм селена в каштановых почвах Тувы. Количество растворимого в воде элемента колеблется от 1 до 11,7% от валового содержания, оно заметно повышено в верхних горизонтах почв и уменьшается с глубиной. В почвенном разрезе каштановой супесчаной почвы водные вытяжки из горизонтов АВ содержат 9,8—11,7%, а подстилающие породы (песчаники) — только 1% от общего количества. В водные вытяжки переходит до $8\cdot10^{-6}$% элемента. По данным Ольсона и др. (Olson et al., 1942) водой извлекается до $1\cdot10^{-5}$% селена.

Селен в природных водах. В работе В. Н. Сидельниковой (1966) освещены основные свойства селена в природных водах. Большинство речных, морских и океанических вод содержат селена около или менее 1 *мкг/л*. Миграция селена интенсивно происходит в водах окислительной обстановки. В Туве Е. З. Бурьяновой (1961) определено повышенное содержание элемента в донных осадках оз. Хадын ($5\cdot10^{-4}$%), а нами установлено присутствие селена в соленых водах этого озера (2,6 *мкг/л*), что выше по сравнению с водами других соленых озер (Сватиково и Белое). Речные воды беднее селеном и сульфатами, чем воды соленых озер, родников и артезианских скважин. Содержание в них селена колеблется от 0,2 до 5,1 *мкг/л*. Повышенные количества селена отмечаются в пробе из р. Барык и из артезианской скв. пос. Йии-Тал. Несколько

повышено его количество в пробах из р. Уюг и ее притока (р. Туран), а также в р. Бий-Хем (Большой Енисей).

Как правило, воды с повышенным количеством сульфатов и щелочностью ($pH \geqslant 8$) содержат более высокие концентрации селена. Если разделить собранные нами пробы на две категории — вне и в пределах территорий, обогащенных элементом, и построить график зависимости содержания селена от pH вод, то отмечается следующее. На территориях, аномальных по количеству селена в породах и почвах (Барыкская и Уюгская долины), повышение щелочности вод приводит к резкому возрастанию в них элемента. В зонах, не обогащенных селеном, такая корреляция значительно ниже. В нейтральных водах ($pH = 6—7$) различия в содержании селена меньше. Приведенные данные согласуются с общим положением, что многие сульфатные воды одновременно являются носителями селена, и повышение щелочности вод способствует более усиленной его миграции.

Селен в растениях. Существуют растения, которые, произрастая на обогащенных селеном породах и почвах, концентрируют до 0,4% элемента на сухое вещество. Это Astragalus bisulcatus, A. racemosus, A. pectinatus, A. pattersoni, Machaeranthera glabriuscula var. villosa, Haplopappus fremontii; Morinda reticulata и Neptunia amplexicaulis (Австралия; Rosenfeld, Beath, 1964). Большинство из них распространены только в почвах, содержащих повышенные количества селена, и адаптированы к высоким концентрациям элемента. Это показано в лабораторном эксперименте. В опытах Трилиса и др. (Trelease et al., 1938) отмечалось, что добавки селена (от $1 \cdot 10^{-4}$ до $2 \cdot 10^{-2}$% в питательный раствор) значительно стимулировали рост Astragalus racemosus. При меньших добавках элемента рост растения угнетался.

Растения, произрастающие на почвах с нормальным количеством селена, по-видимому, также адаптированы к естественному содержанию элемента. Возможно, этим можно объяснить значительное стимулирование роста пшеницы, сорго и овса при добавках малых количеств селена ($1 \cdot 10^{-7}$ — $5 \cdot 10^{-6}$%) в культуральную среду (Stanford et al., 1939).

Содержание селена в растениях различных зон СССР неодинаково. В Московской обл. при содержании селена в почве $2 \cdot 10^{-6}$% количество его в хвое сосны (Pinus silvestris), кошачьей лапке (Antennaria dioica var. borealis), вереске обыкновенном (Calluna vulgaris), грушанке округлолистной (Pyrola rotundifolia L.) — $2{,}8 \cdot 10^{-6}$—$5 \cdot 10^{-6}$% на сырое вещество. Селена в пастбищных растениях из Читинской обл. в осенний период отмечалось $1 \cdot 10^{-6}$—$8 \cdot 10^{-6}$% на сухое вещество, а в хвое сосны до $1{,}5 \cdot 10^{-5}$% (Ермаков, 1963, 1964). В образцах кормовых растений (свекле, бобах, горохе, картофеле) из Латвии обнаружено $1{,}5 \cdot 10^{-5}$—$2{,}4 \cdot 10^{-5}$% селена на сухое вещество. Растения из Красноярского края (пос. Мельничный) содержали его $1{,}2 \cdot 10^{-5}$—$1{,}8 \cdot 10^{-5}$%. В Astragalus adsurgens определено $5 \cdot 10^{-5}$% селена, а в почве — $2{,}6 \cdot 10^{-5}$%.

В растениях Тувинской АССР повышенные количества селена обнаружены в центральной части р. Барык в почвах, обогащенных этим элементом. Здесь растения содержат его от $3{,}4 \cdot 10^{-5}$ до $1{,}31 \cdot 10^{-3}$%. Из высших растений селен сильно аккумулируют представители семейств Gruciferae, Leguminosae, Compositae, что согласуется с данными Трилиса и Биса (Trelease, Beath, 1949). Например, бурачек ленский (Alyssum lenense Adams.) содержит его до $1{,}31 \cdot 10^{-3}$%, полынь сизая (Artemisia glauca Pall) — $5{,}9 \cdot 10^{-4}$%, нанофитон (Nanophyton erinaceum) — $3{,}16 \cdot 10^{-4}$%. Все названные виды растений очень распространены.

Ряд растений (володушка Bupleurum scurzorenifolium; тимьян смолистый Thymus bituminosus; вероника — Veronica incana и др.) накапливают селен в умеренных количествах. Градиент биологического концентрирования равен примерно единице. Злаки и осоки индифферентны к селену.

Отмечается сильное концентрирование селена низшими растениями (грибами), в особенности ядовитыми и несъедобными грибами. Было исследовано 30 образцов грибов из Подмосковья и Тувы. В них присутствует селен в десятки раз больше, чем в почвах. При содержании селена в темно-серой лесной почве (Московская обл.) в количестве $3,5 \cdot 10^{-5}$% в мухоморе поганковидном (Amanita mappa (Batsch) Quel.) и свинушке тонкой (Paxillus involutus Fr.) Fr.) оно достигает $4,2 \cdot 10^{-3}$%. Дождевики (Lycoperdon gemmatum Batsch) накапливают до $1,46 \cdot 10^{-3}$% селена. В Туве отмечается высокое количество элемента и в съедобных грибах (например, шампиньоны, Agaricus (Fr.) Fr. sp. содержат до $5 \cdot 10^{-4}$% на сухое вещество).

Если в высших растениях (Artemisia glauca, Alyssum lenense) количество селена коррелирует с присутствием его в почвах, то для грибов (Lycoperdon gemmatum) этого не наблюдается.

У некоторых растений (Caragana Bungei, Caragana spinosa, Salix sp.), произрастающих на породах и почвах с высоким содержанием селена, отмечены признаки хлороза и некроза листьев. В листьях названных растений обильно накапливается селен. Внесение элемента (в виде селенистой кислоты) в почвы вызывает у растений подобные морфологические изменения.

В отличие от американских исследователей (Trelease, Beath, 1949), нами не обнаружено растений, произрастающих только на почвах с повышенным содержанием селена.

При внесении одинакового количества селена в каштановые почвы Тувы с однородным ботаническим составом, но с различным содержанием элемента, наблюдаются неодинаковые реакции растений. Через семь дней добавка селена на участке с повышенным количеством элемента в почве ($9,6 \cdot 10^{-5}$%, в среднем для разреза) не вызвала заметных изменений у растений (Artemisia glauca, Thymus bituminosus, Alyssum lenense, A. biovulatum). На участке с пониженным его содержанием ($5,3 \cdot 10^{-6}$%) в почве большая часть растений погибла. Отмечалось засыхание и увядание верхушек растений, хлороз листьев и отмирание тканей стебля. Через 30 дней часть выживших растений на этом участке все еще сохраняла признаки хлороза, но в меньшей степени. Приведенные данные указывают на адаптацию растений к определенному содержанию селена в почвах. Внутрипопуляционная изменчивость пороговой чувствительности в пределах отдельных популяций растений различных видов достигает большого разнообразия.

Роль организмов в миграции селена. Отмирая, растения отдают почве разнообразные формы селена как в виде простых ионов, так и в форме органических соединений селено-аналогов S-аминокислот, что происходит под влиянием климатических факторов, а также в результате деятельности аэробных аутотрофных бактерий. Освобожденный из растений селен, по-видимому, легко переходит в более глубокие слои почвы с почвенными растворами, где 6 и 4-валентный селен восстанавливается до низших валентностей (элементного селена и селенидов).

Роль микроорганизмов в этих процессах значительна. В литературе имеются ограниченные данные по окислению селена бактериями. Так, Липман и Ваксман (Lipman, Waksman, 1923) выделили из обычных почв палочковидные аутотрофные бактерии, которые окисляли элементный селен до селеновой кислоты аналогично окислению серы до серной кислоты.

Эти авторы полагали, что возможно окисление элементного селена в отсутствие органического вещества при увеличении кислотности среды. Бреннер (Brenner, 1916) выделил из почв организм (Micrococcus selenicus) размером менее чем 0,5 *мк* в длину, который также окислял селениды, используя освобождающуюся энергию для своего развития. Микроорганизм мог использовать различные соединения углерода, но не белки.

Д. И. Сапожников (1937) отмечал, что селен окислялся до селеновой

кислоты в ходе фотосинтетического восстановления CO_2 пурпуровыми бактериями.

С другой стороны, существуют сведения о том, что многие бактерии и актиномицеты способны восстанавливать селен до элементного состояния. В наших опытах обнаружено, что микроорганизмы, выделенные из обогащенных селеном почв Тувы, в процессе роста в жидкой среде Чапека с различными добавками селенсодержащих пород способны извлекать его, переводить в раствор и откладывать в клетках (до $6 \cdot 10^{-4}\%$). При этом в растворе независимо от количества добавленной породы всегда присутствовало постоянное количество селена ($\approx$ 12 *мкг/л*). Микроорганизмы, высеянные в среду с добавками селена (в виде селенита), восстанавливают его до элементного состояния и диалкилселенидов, что устанавливается визуально; при этом в клетках бактерий, актиномицетов и грибов концентрируется до 0,18% селена. Градиент биологического концентрирования селена у микроорганизмов достигает 430.

В опытах с бесклеточными экстрактами и клеточными суспензиями Bacillus megaterium было найдено, что восстановление селенит-иона является ферментативным процессом. Необходимо заметить, что в отличие от бактериального восстановления серы восстановление селена осуществляется широким кругом микроорганизмов (в основном бактериями и актиномицетами).

О миграционной роли организмов судят на основании величины их массы, скорости размножения и аккумулятивной способности элемента. Некоторые данные по содержанию селена в организмах приведены ниже (табл. 88).

Таблица 88

Селен в организмах (вне районов селеновых провинций)

Организм	Содержание селена, % на сухое вещество	Организм	Содержание селена, % на сухое вещество
Высшие растения	$1 \cdot 10^{-6}$—$5 \cdot 10^{-5}$	Садовый слизень (Arion empiricorum)	$4 \cdot 10^{-4}$—$6 \cdot 10^{-4}$
Грибы высшие	$5 \cdot 10^{-5}$—$4 \cdot 10^{-3}$	Саранча (Locusta sp.)	$2 \cdot 10^{-5}$—$1{,}4 \cdot 10^{-4}$
Микроорганизмы	$n \cdot 10^{-4}$—0,18	Лягушка (Rana sp.)	$1{,}2 \cdot 10^{-5}$
Органы и ткани овец	$1 \cdot 10^{-5}$—$2 \cdot 10^{-4}$		

Интересно отметить концентрирование селена садовым слизнем (Arion empiricorum). Возможно, что селен у названного организма входит в состав секрета слюнных желез, который содержит до 4% серной кислоты. Из результатов, приведенных в табл. 88, можно отметить, что высокой аккумулятивной способностью к селену обладают высшие грибы и микроорганизмы. Учитывая широкую распространенность этих организмов, а также быструю скорость их размножения, можно предполагать, что они принимают активное участие в миграции селена в биосфере.

Некоторые черты поведения селена в зоне выветривания. Приведенные данные свидетельствуют о наличии селена в разнообразных объектах биосферы. Водно-растворимые соединения присутствуют в каштановых почвах и породах Тувы. Мигрирует он и с природными водами.

Свойства селена в зоне окисления определяют обычно на основании диаграммы, построенной Колеманом по данным Делахея и др. (Синдеева, 1959). В ней отражена зависимость окислительных потенциалов окислительно-восстановительного состояния селена как функции pH при концентрации его, равной 10^{-7} *мг/л*.

Н. Д. Синдеева (1959), анализируя данные по окислительно-восстановительной обстановке ряда месторождений на основании этой диаграммы,

утверждает, что при Eh = 0,6—0,7 *в*, характерных для зоны гипергенеза большинства месторождений и pH = 4—9,5, значительная часть селена зоны окисления сульфидных месторождений должна находиться в форме элементного селена, меньшая часть — в форме биселенит-иона и некоторая часть — в форме селенит-иона. Поле селенат-иона очень мало, но оно существует и при высоком значении Eh, и при повышенной щелочности не исключено возникновение селенатов.

Окислительно-восстановительный потенциал нормально аэрируемых почв варьирует в интервале 300—650 *мв*, причем величина его колеблется даже для одного типа почв в течение года (Зырин, Орлов, 1964). Величина его зависит в основном от двух факторов: 1) аэрации почвы (концентрации кислорода) и 2) биологических процессов (деятельность микроорганизмов и растений). Диапазон величин pH, наблюдаемый для почв, широк. Большинство почв, важнейших в сельскохозяйственном отношении, характеризуются умеренно-кислой, нейтральной или слабощелочной реакцией (величина pH — от 4,5—5,0 до 7,5). Однако встречаются как более кислые (pH = 3—3,2), так и щелочные (pH = 9,3—9,8) почвы.

По окислительно-восстановительному состоянию селена в почвах мы можем отметить то же самое, что было прослежено Н. Д. Синдеевой для зон окисления месторождений.

Данные Гамильтона и Биса (Hamilton, Beath, 1964) и полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в молодых хорошо аэрируемых почвах (pH = 8—9) аридного климата существуют как селенит, так и селенат-ион, а также органические соединения, хотя на основании физико-химических величин окислительно-восстановительного состояния систем $Se \rightarrow H_2SeO_3$ (0,74 *в*) и $H_2SeO_3 \rightarrow H_2SeO_4$ (1,15 *в*) трудно допустить их наличие в почвенных растворах.

Результаты опытов показывают, что селенит-ион доминирует в более глубоких слоях почвы (т. е. в анаэробной обстановке), тогда как верхние гумусированные горизонты содержат незначительные количества селена в форме селенат-иона. Образование последнего связано с жизнью почвы (усиленным доступом кислорода в верхние горизонты почв и активностью Se-окисляющих аэробных бактерий и растений). Кроме того, Гамильтон и Бис (Hamilton, Beath, 1964) обнаружили, что органические соединения селена могут переводиться растениями в селенаты и обмениваться в почве. С другой стороны, одновременно существуют и восстановительные процессы, которые иногда преобладают. Многие микроорганизмы восстанавливают селенат не только до селенит-иона, но и до металлического селена. По-видимому, этот процесс протекает более интенсивно в анаэробных условиях. Таким образом, в почве биологический фактор является одним из преобладающих и выражается в своеобразном равновесии форм элемента, регулируемом организмами.

Миграция селена в природе зависит от химического состава почв и горных пород. Известно, например, что в условиях гумидного климата гавайские кислые почвы обогащены селеном, который прочно связан с железом и слабо усваивается растениями (Lakin, 1961). Это присуще и почвам Новой Зеландии (Watkinson, 1962). Существенную роль при этом играют сульфаты и соли щелочноземельных элементов.

Почвы провинции Тувы содержат стронция — 0,03—0,05%; никеля — в количестве меньше или равном 0,004%; молибдена то же в количестве меньше или равном 0,0008%; ванадия — 0,012%; бария — 0,04—0,05%; хрома 0,01—0,15%; меди 0,005—0,006%; марганца 0,27—0,30% и свинца 0,003—0,006%. Повышенное содержание никеля, свинца, молибдена и хрома связано с осадочными почвообразующими породами. Почвы вне и в пределах селеновой провинции существенно не отличаются по содержанию указанных химических элементов.

Источником селена в почвах, как уже указывалось, являются почвообразующие породы и носители его — природные воды. Кроме того, важ-

ная роль принадлежит современным вулканическим процессам, откуда селен попадает в почвы с осадками и продуктами вулканической деятельности. Миграция селена с метеоритами менее значительна.

Возможные источники селеновой минерализации в осадочных породах. Что же явилось причиной обогащенности селеном осадочных среднедевонских песчаников Тувы?

Е. З. Бурьянова (1961) первоисточником селена считает древнюю сингенетическую или раннюю наземную вулканическую деятельность. Она не исключает возможности образования аномалии за счет размыва полиметаллических и колчеданных рудных тел, находившихся в области денудированной в среднем девоне суши и последующей аккумуляции обогащенного селеном пластического материала.

Связь селена с древней вулканической деятельностью более реальна, так как можно отметить корреляцию при сравнении участков селенопроявлений Тувы с зонами распространения нижнекембрийских вулканогенных отложений (по материалам Г. В. Пинуса, 1961). Нижнекембрийский и более ранний вулканизм Тувы, вероятно, сыграл значительную роль в обогащении селеном древних осадков.

Частое обнаружение высоких количеств элемента в органогенных остатках древних отложений позволяет предполагать существенное влияние организмов на процессы концентрирования селена. Предположение основано и на том факте, что многие низшие организмы (бактерии, водоросли, грибы), дошедшие до нас со времен раннего палеозоя, обладают удивительно высокой способностью накопления химических элементов, в том числе и селена.

Возможно, что селен, выбрасываемый в атмосферу вулканами преимущественно в виде элементного селена и в меньшей степени в виде H_2Se и SeO_2, привносился в водоемы с атмосферными осадками, а также непосредственно с продуктами вулканизма и концентрировался на дне неглубоких бассейнов. При попадании детрита организмов на дно в процессе диагенеза шло интенсивное разрушение Se-органических соединений, а также их восстановление под действием бактерий. В анаэробных условиях при последующей седиментации рыхлых отложений происходило образование минералов селена.

Реакции животных на повышенное содержание селена в среде. На основании определения селена в почвах и растениях проводили опыты по изучению реакций организмов на различное содержание селена в среде. В опытах на животных было использовано 18 овцематок местной породы из двух отар, принадлежащих клх. им. Жданова (пос. Ийн-Тал Улуг-Хемского р-на, Барыкская долина, Тува). Животные были разделены на 6 групп. У овец первой и второй групп отмечались деформации копыт и нарушения шерстного покрова, у овец третьей и четвертой групп не наблюдалось видимых патологических изменений. Эти животные выпасались на территории провинции и потребляли в сутки около 2 *мг* селена. Для контроля были выбраны здоровые овцематки, потребляющие за сутки около 0,4 *мг* элемента (пятая и шестая группы), т. е. в 4—5 раз меньше, чем овцы из районов, обогащенных селеном. Животные I, III и V группы дополнительно получали по 2 *мг* селена в сутки в виде раствора селенистой кислоты. Селен вводился per os в течение 28 дней (табл. 89).

Необходимо отметить, что у всех животных, получивших добавку селена к основному рациону, снизился вес в конце опытного периода. У овец из I и III групп (территория, обогащенная селеном) потери в весе составили в среднем 0,6—1,4 *кг*, а в группе V (контрольные животные, получившие селен per os) — 2,2 *кг*, т. е. значительно больше.

Нами установлено, что количество селена в крови составляет около 10 *мкг*%. Однако у овец из отары, выпасающейся в Барыкской долине, концентрация селена достигает 37,3±6,6 *мкг*%, т. е. в 4 раза больше.

В табл. 90 приведены результаты сравнительного изучения содержания селена в крови животных хозяйственных популяций из различных районов Тувы и одного из хозяйств Красноярского края.

При осмотре 13 отар овец из Тувинской АССР обнаружены нарушения роста шерсти и копытного башмака в названной выше отаре. У овец из этой отары, которые круглый год выпасаются на определенных пастбищах, наблюдается деформация копыт. Роговая капсула имеет вид петель,

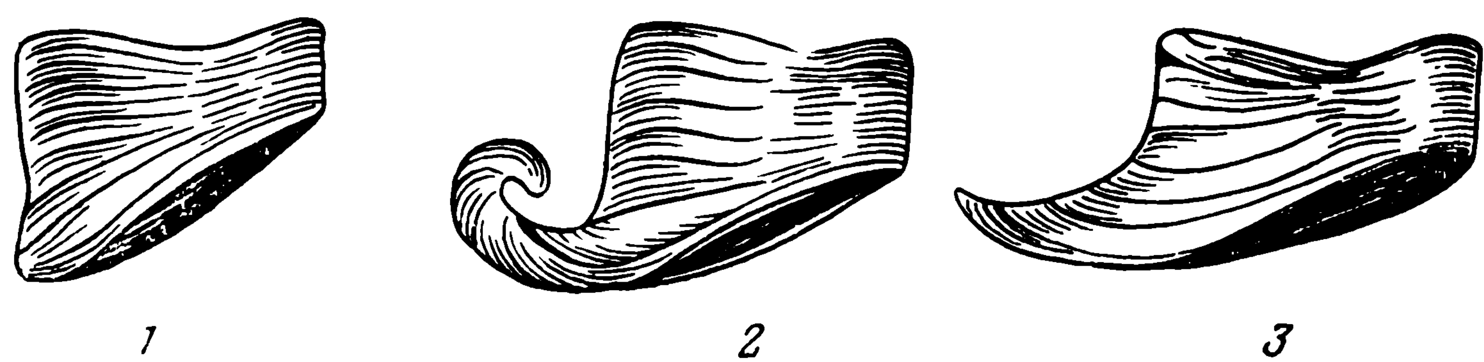


Рис. 117. Деформация копыт овцы
1 — нормальная роговая капсула; *2* и *3* — деформированные роговые капсулы

удлинена и изогнута, что видно из рис. 117. Часты случаи облысения овец. Шерсть обезжиренная, ломкая, с большим количеством пеньков. Кожный покров, как правило, сух и покрыт чешуйками отмерших клеток. В отаре из 382 овец у 5 были деформированы копыта, у 20 имелись облысения. Слабый рост шерсти был характерен для многих овец.

Отмеченные нарушения кератинообразований встречаются у более старых животных. У ягнят (в возрасте 1 года) имеются незначительные «вмятины» на подошве рогового башмака. Следует заметить, что местные ветеринарные специалисты исключают грибковые и инфекционные заболевания (чесотка, некробациллез, ревматическое воспаление копыт), считая отмеченные патологические отклонения проявлением «минерального» голодания.

Установлены существенные различия в содержании элемента в органах и тканях овец контрольной отары (группа VI) и здоровых животных, выпасающихся на территории, обогащенной селеном (группа IV). Количество селена в организме овец группы IV в 1,8—3 раза больше по сравнению с овцами группы VI. В печени, сердце и мышцах животных IV группы имеется, соответственно, 34, 22, 20 и 17 *мкг*% селена, в таких же органах и тканях овец VI группы содержится, соответственно, 19, 9,7,

Таблица 89

Количество поедаемого корма, суточное потребление селена и вес опытных животных

№ группы	Количество овец	Вес животных, *кг*			Количество поедаемого корма в сутки, *кг* [1]	Суточное потребление селена, *мкг*	Суточные добавки селена, *мкг*	Общее потребление	
		до опыта	после опыта	средний вес за опыт				за сутки, *мкг*	на 1 *кг* веса, *мг*
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	3	40,0±1,7	38,6±1,7	39,3±1,8	1,18	1821	2000	3821	0,097
II	3	41,1±1,8	41,0±1,1	41,1±1,5	1,26	1944	—	1944	0,046
III	2	38,5±4,5	37,9±4,9	38,4±4,7	1,15	1774	2000	3774	0,099
IV	3	43,7±2,2	44,3±2,5	44,0±2,3	1,32	2038	—	2038	0,046
V	3	46,0±0,9	43,8±1,6	44,9±1,9	1,35	376	2000	2376	0,053
VI	3	47,1±1,3	47,8±1,1	47,8±1,2	1,42	396	—	396	0,008

[1] Согласно Шаману (Sharman, 1960), произвольное потребление пищи для всех видов животных составляет около 3% живого веса.

Таблица 90
Количество селена в крови животных

Район исследований	Животные	Количество животных	Содержание селена, *мкг%*
Красноярский край, пос. Козулька	Крупный рогатый скот	12	10,0±4,0
	Овцы	3	13,8±1,9
Тувинская АССР, пос. Сушь	Овцы	3	9,2±0,6
	То же	4	10,6±1,1
Оз. Хадын	Крупный рогатый скот	6	10,1±0,2
Пос. Кара-Хак	Овцы	2	10,0
	То же	4	10,5±0,6
Пос. Хайракан	Овцы	3	14,4±1,6
	То же	3	11,8±1,8
Колхоз «Сов. Тува», р. Тара-Хем, оз. Азас	Овцы	3	9,3±0,9
	Козы	3	9,8±0,3
Пос. Йии-Тал:	Овцы	6	15,2±2,9
Верховье р. Барык	То же	3	10,1±1,4
Центр. часть Барыкской долины	»	3	11,8±3,5
	»	3	37,3±6,6

8,4 и 8,9 *мкг%* селена. Во всех исследованных органах и тканях овец из IV и VI групп наблюдаются статистически достоверные различия по количеству в них селена, кроме почек и желчи. Достоверности различий по содержанию элемента в желчи и почках не отмечается при сравнении всех опытных групп.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что у животных, потребляющих различные количества селена (около 2000 и 4000 *мкг* в сутки), отмечаются своеобразные реакции в накоплении элемента организмом, органами и тканями, и содержании в крови гемоглобина. Важной задачей является изучение внутрипопуляционной изменчивости пороговой чувствительности животных к селену.

Одна и та же суточная добавка селена (2000 *мкг*, в течение 28 дней) вызывает неодинаковое инкорпорирование его организмами. Овцы популяции из селеновой провинции аккумулируют элемент, даваемый per os в значительно меньшей степени, чем овцы из отары контрольного района (V группа). Животные в этой группе, получавшие добавку элемента, накапливают в органах и тканях за 28 дней столько же селена, сколько его у животных из селеновой провинции, не получавших добавки элемента (Ермаков, Ковальский, 1968).

Отмечено значительное количество селена в почках овец, причем концентрация его в этом органе остается сравнительно высокой ($7 \cdot 10^{-5}$—$1 \cdot 10^{-4}$%), несмотря ни на различия в содержании элемента в рационе, ни на вводимые добавки селена per os. Высокое накопление селена в почках отмечалось многими авторами (Grant et al., 1961; Burton et al., 1962; Jones, Godwin, 1962; Andrews et al., 1964; Ермаков, 1965).

Наблюдается также большое количество селена в печени и поджелудочной железе овец. Мало его в мышцах и головном мозге, на что также указывали некоторые исследователи (Ермаков, 1965; Blau, Manske, Bender, 1962: Hansson, Jacobson, 1965).

Необходимо заметить, что количество элемента в желчи сильно изменяется у животных, потребляющих различные и одинаковые концентрации селена, что, видимо, связано с секрецией желчи.

Аккумулирование элемента опорно-покровными тканями овец происходит менее интенсивно при добавках селена per os. хотя в них присут-

ствует селена больше, чем в других органах и тканях (мышцах, селезенке, легком и т. д.). По-видимому, в этих тканях селен накапливается в результате длительного потребления высоких количеств элемента. Розенфельд (Rosenfeld, 1962) также отмечала в опытах на овцах слабое накопление Se-75 в шерсти в течение 14—23 дней. Включение Se-75 в белки шерсти происходило через 60 дней. С другой стороны, у животных из контрольной отары (V группа), получивших селен per os, происходит явное накопление селена в шерстном покрове.

Как уже отмечалось, количество селена в органах и тканях овец селеновой провинции было в 1,8—3 раза больше по сравнению с таковыми овец из контрольной отары и колебалось от 18 до 89 *мкг%* на сырое вещество. У овец из Читинской обл. В. В. Ермаков (1965) находил от 2 до 14 *мкг%* селена на сырое вещество.

Полученные результаты исследований указывают на существование значительных различий в адаптивных реакциях животных на геохимические факторы среды. Овец, длительное время выпасающихся на пастбищах с высоким количеством селена в растениях, следует рассматривать как животных, привычных к этому элементу, чувствительных к селену только при более высоких концентрациях его в среде. Животные, потребляющие в природных условиях малые количества селена, являются непривычными к высоким концентрациям элемента и обладают пороговой чувствительностью при более низких его концентрациях.

У овец, выпасающихся в Тувинской АССР на территории, обогащенной селеном, наблюдаются патологические изменения (деформация копыт, облысение), характерные для селеновых провинций (Fleming, Walsh, 1957). Однако участие селена в процессах кератинообразования остается неясным. Наблюдения показывают также, что введение 2 *мг* селена животным, непривычным к нему, может привести к гипохромной анемии, которая найдена и у ряда слабо адаптированных овец в селеновой провинции. И. А. Ленец и М. И. Тутушин (1964), вызывая хронический селеновый токсикоз овец, также отмечали появление анемии у опытных животных. В условиях Тувинской селеновой провинции и в контрольных районах нами также было установлено (на основании опытов на овцах) уменьшение в крови содержания гемоглобина в зависимости от увеличения концентрации селена в корме или рационе, или добавках селена к рациону (Ермаков, Ковальский, 1968).

Проявление селеновых токсикозов, вероятно, связано с ингибированием ферментов тканевого дыхания и нарушением обмена серусодержащих аминокислот. Селен блокирует дисульфидные и сульфгидрильные группы белков, а также подавляет синтез метионина. Это приводит к нарушению пептидных связей и в белках кератиновых образований, деструкции клеточных мембран и освобождению гидролаз и пептидаз. Можно предположить, что с этими процессами связано размягчение роговых тканей и нарушение роста волос.

Селен входит в состав многих соединений животного организма, образует селенометионин, найден в некоторых производных глутатиона, включается в белки тканей и крови, в гемопротеиды, нуклеопротеиды, ферменты. Его присутствие в различных количествах в животных организмах влияет на многие процессы промежуточного обмена, но биохимические механизмы этого влияния остаются неизвестными или мало выясненными. Значительный интерес представляет открытие фермента — глутатионпероксидазы, содержащей в молекуле четыре *г*-атома селена (Flohe, Günzben, Schock, 1973), восстанавливающего гидроперекиси липидов. Эти работы, вероятно, приведут к пониманию процесса возникновения миопатий (беломышечная болезнь).

Необходимо отметить, что в настоящее время соединения селена используются в животноводстве и птицеводстве для профилактики мышечной дистрофии и при других заболеваниях.

IV.

ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Глава 19

ЗНАЧЕНИЕ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ ДЛЯ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА, ВЕТЕРИНАРИИ, МЕДИЦИНЫ, ГЕОЛОГИИ

Биогеохимическое районирование

Большое значение в настоящее время приобретает биогеохимическое районирование. Оно позволяет определить зональные различия обмена веществ и другие реакции микроорганизмов, растений и животных организмов, зависящие от поглощения организмом химических элементов геохимической среды и прямого их действия на организмы. Большое значение приобретает установление пороговых концентраций химических элементов в почвах и кормах, пищевых рационах животных. Данные о пороговых, критических, концентрациях элементов и содержании их в геохимической среде позволяют производить прогноз тех территорий, где можно ожидать появление определенных биологических эффектов — изменений обмена веществ у растений и животных организмов, срыва регулирующих систем организма, нарушений обмена веществ и возникновения эндемических заболеваний. Несмотря на то что пороговые концентрации для определенных организмов в различных условиях их жизни при разных биологических состояниях не являются строго постоянными и могут несколько сдвигаться в ту или другую сторону, средние их величины и допустимое варьирование все же вполне удовлетворительно ориентируют при определении размеров потребности растений и животных в химических элементах, в микроэлементах. Интервал изменчивости содержания химических элементов в кормах и рационах между верхними и нижними пороговыми границами в определенной степени соответствует изменениям потребности. Исследование геохимической экологии сельскохозяйственных животных и возделываемых растений — один из возможных и важных путей нормирования подкормок минеральными солями и соединениями микроэлементов, удовлетворяющими потребность в них различных организмов (Ковальский, 1962). Биогеохимическое районирование позволяет, таким образом, создать новые основы для зональной дифференциации потребности в микроэлементах и территориального распределения соответствующих подкормок (Ковальский, 1964б; «Рекомендации...», 1972). Правильное применение подкормок животных микроэлементами позволяет значительно повысить их продуктивность: надой коров около 10—15%, живой вес молодняка крупного рогатого скота — 10—15%, растущих и откармливаемых свиней — 10—20%, ягнят при отъеме от матери — около 2,5 *кг*, настриг шерсти овец — на 0,3—0,4 *кг*, яйценоскость кур, уток,

гусей на — 10—20%, живой вес птицы на откорме — около 3—15%, вес товарного карпа (в прудовом хозяйстве) — более 30%. Кроме того, при подкормке животных микроэлементами повышается качество продуктов животноводства, что имеет значение для естественного нормирования питания человека. Например, при подкормке солями кобальта увеличивается содержание витамина B_{12} в мясе в несколько раз (при этом увеличивается и содержание белка в мышцах) и в молоке на 50—60%. При подкормке животных и домашней птицы йодом увеличивается содержание его в мясе и яйцах птиц. Исследования показывают, что геохимическая экология уже в настоящее время может указать некоторые пути управления обменом веществ и продуктивностью животных. Применением микроудобрений также можно целенаправленно изменить обмен веществ у растений и повысить их урожайность (Каталымов, 1965; Пейве, 1968).

Биогеохимическое районирование СССР и изучение вопросов геохимической экологии позволяет заложить новые направления в развитии краевой медицины и ветеринарии: выяснение причин эндемических заболеваний животных и человека, связанных с действием на организм геохимических условий среды. В этом отношении большое значение имеет биогеохимическое картирование провинций с различным содержанием в биосфере химических элементов.

Выяснение причин эндемических заболеваний, наносящих населению и животноводству различных зон страны огромный материальный ущерб, открывает пути для поиска способов предупреждения эндемических заболеваний.

Важной проблемой, поставленной геохимической экологией, является выяснение роли экстремальных геохимических факторов среды в гетерогенности популяций и значения естественного отбора в их формировании. При этом образуются формы с наследственной адаптированностью к высоким концентрациям отдельных микроэлементов. Возникает практическая задача использования адаптивных реакций организмов к геохимической среде при искусственном отборе.

Биогеохимические пищевые цепи

Данные геохимической экологии позволяют искусственно перестраивать биогеохимические пищевые цепи, повышая продуктивность организмов, составляющих отдельные звенья цепей. Хорошие результаты были получены при распылении медного купороса с самолетов в биогеохимических провинциях с недостатком меди с целью предупреждения эндемической атаксии пастбищных животных (овцы). Интересным примером может служить изменение миграции кобальта в естественных и искусственных рыбоводческих водоемах в условиях недостаточного содержания в среде этого элемента.

Искусственное изменение кобальтовых пищевых цепей в рыбоводных прудах

Данные современной биогеохимии дают основание для искусственного изменения в природных условиях биогенной миграции химических элементов и влияния таким путем на свойства живого вещества и живых организмов в желательном для человека направлении. При этом перестраиваются биохимические пищевые цепи и создаются новые отношения между организмами и измененной геохимической средой. Примером может служить искусственное создание в почве или в илах водоемов запасов микроэлементов, недостающих для полноценного развития организмов. Нами было высказано предположение, что внесением в пруды солей кобальта в условиях биогеохимических провинций с низким содержанием

кобальта можно повысить в иле запасы этого недостающего химического элемента, изменить кобальтовые пищевые цепи пруда и его биологическую продуктивность, улучшить пищевые качества разводимой рыбы.

Основанием для этого могут служить данные, приведенные в работе Ковальского и Летуновой (1953), показавшие, что добавленный в водоем кобальт сохраняется в иле в течение пяти лет, усваиваясь микрофлорой и вызывая адаптацию микроорганизмов к данным концентрациям (табл. 91).

Таблица 91

Сохранение в илах добавленного в водоем кобальта

Дата отбора пробы ила		Содержание кобальта, % на сухой ил
год	месяц	
До внесения в водоем хлористого кобальта		
1957	Май	$7{,}0 \cdot 10^{-4}$
После внесения в водоем хлористого кобальта		
1957	Июнь	$4{,}4 \cdot 10^{-3}$
	Июль	$4{,}3 \cdot 10^{-3}$
	Август	$4{,}3 \cdot 10^{-3}$
	Сентябрь	$4{,}4 \cdot 10^{-3}$
	Октябрь	$4{,}3 \cdot 10^{-3}$
1958	Июль	$2{,}5 \cdot 10^{-3}$
1961	Сентябрь	$2{,}1 \cdot 10^{-3}$
1963	Август	$7{,}0 \cdot 10^{-4}$

Таким образом, однократное внесение кобальта в водоем создает в иле искусственное депо этого элемента, действующего в течение нескольких лет. Мы предположили, что внесенный кобальт включается в биогенную миграцию различными звеньями пищевых цепей — иловой микрофлорой, планктоном и бентосом — путем вовлечения его в биосинтез витамина B_{12} и других кобальтсодержащих соединений.

При этом пищевые цепи обогащаются витамином B_{12} и другими соединениями кобальта, необходимыми для животного организма. В результате улучшается снабжение ими рыбы, что должно привести к повышению синтеза белка и усилению роста рыбы, т. е. к увеличению ее биомассы (Ковальский, Крымова и др., 1964). Кроме того, было известно, что внесением дополнительных количеств кобальта в корм рыб, выращиваемых в рыбоводных прудах (Фролова, 1959; Виноградов, Ерохина, 1962; Суховерхов и др., 1963; Приедитис, 1963), возможно повысить вес рыбы, содержание в ней белка и жира, увеличить количество эритроцитов, содержание гемоглобина и интенсивность дыхания. Это послужило основанием для изучения закономерности включения в биогенную миграцию кобальта, запасы которого искусственно были повышены в иле прудов. Способность организмов вовлекать неорганический кобальт в биогенную миграцию, очевидно, таким путем можно использовать для нужд рыбоводства.

В результате добавления хлористого кобальта в пруды его содержание в воде повысилось в 2,8—3,5 раза (в контрольном пруду содержание кобальта в воде составляло $1{,}0 \cdot 10^{-7}$%; в пруду, удобренном 5 *кг/га* хлористого кобальта — $2{,}8 \cdot 10^{-7}$%; в пруду, удобренном 10 *кг/га* этого же соединения,— $3{,}5 \cdot 10^{-7}$%).

Из воды хлористый кобальт поглощается илами. В табл. 92 приведены данные по содержанию кобальта в илах опытных и контрольных прудов,

Таблица 92

Содержание кобальта в илах прудов рыбхоза «Нива» (*мг%* на сухой ил)

№ пруда	Доза удобрения, внесенного в 1963 г.	1963 г.		1964 г.[1]
		до внесения кобальта	через месяц после внесения кобальта	через год после внесения кобальта
6 и 7 (контроль)	Не удобряли	0,63	—	1,1
1 и 8	5 *кг/га* хлористого кобальта	0,67	1,5	1,5
2 и 3	10 *кг/га* хлористого кобальта	0,60	2,0	1,8
4 и 5	10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	0,67	1,9	1,7

[1] В 1964 г. во все пруды внесено аммиачной селитры 12,8 *ц/га*.

собранных до внесения, через месяц и через год после его внесения в водоемы (слой 0—5 *см*).

Добавленный в рыбоводные пруды кобальт концентрируется в иле и сохраняется в нем длительное время. Нами было показано, что внесенный в водоемы кобальт вовлекается иловой микрофлорой в биогенную миграцию путем включения его в витамин B_{12} и, очевидно, другие кобальтсодержащие соединения. В сухом иле нами обнаружено от 4,0 до 22,8 *мкг%* витамина B_{12}. Образовавшийся витамин B_{12} является лабильным и легко удаляется из ила, включаясь в биогенную миграцию последующими звеньями пищевых цепей — планктоном, бентосом, рыбой. Найдено, что в удобренных кобальтом прудах планктон и бентос содержат в 1,5—4 раза больше витамина B_{12}, чем в контрольных водоемах (таблицы 93 и 94).

Эта закономерность может частично сохраняться и через год после внесения хлористого кобальта в пруды. Особенно благоприятно влияет комплексное удобрение.

Под действием вовлеченного в биогенную миграцию кобальта значительно увеличивается развитие зоопланктона и бентоса. Остаточная биомасса планктона, взятая по средним итоговым весовым показателям за сезон, в прудах с комплексным удобрением в 1,5—2 раза выше, чем в других прудах. За весь период исследования более высокую остаточную биомассу хирономид наблюдали в прудах, удобренных хлористым кобальтом в количестве 10 *кг/га* (в 1,5 раза выше, чем в остальных водоемах). Таким образом, в удобренных прудах развивается больше организмов, служащих пищей для рыб, чем в контрольных. В результате увеличивается потребление пищи сеголетками. В прудах, удобренных хлористым кобальтом в количестве 10 *кг/га*, потребление сеголетками зоопланктона в 3, а хирономид — в 2 раза превышало таковое в контрольных прудах. В водоемах с комплексными удобрениями потребление зоопланктона и хирономид рыбой еще выше — в 6 и в 2,5 раза. Это понятно, так как естественное содержание в прудах азота и фосфора не могло удовлетворить увеличенную под влиянием кобальта биомассу прудов. В табл. 95 представлены данные по среднему весу пищи, приходящейся на одного сеголетка. Из таблицы видно, что рыба, обитающая в удобренных прудах, получает на 27,7—140,3% больше пищи, чем в контрольных. Таким образом, добавленный в пруды кобальт вовлекается в биогенную миграцию иловой микрофлорой, планктоном и бентосом. Об этом свидетельствует повышение содержания витамина B_{12} (под действием поглощенных добавочных ко-

Таблица 93

Содержание витамина B_{12} в зоопланктоне рыбоводных прудов

№ пруда	Доза удобрения	Содержание B_{12}, в *мкг%* на сухое вещество	
		1963 г.	1964 г.
	Опытные пруды [1]		
6 и 7 (контрольные)	Не удобряли	43,25	11,0
	5 *кг/га* хлористого кобальта	60,84	14,7
1 и 8	10 *кг/га* хлористого кобальта	54,81	13,8
2 и 3	10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	75,29	18,7
	Производственные пруды [2]		
12 (контрольный)	18,1 *ц/га* аммиачной селитры	—	20,5
11	7 *кг/га* хлористого кобальта (дробное внесение) и 21/4 *г/га* аммиачной селитры	—	30,5
1	7 *кг/га* хлористого кобальта и 15,5 *ц/га* аммиачной селитры	—	28,0

[1] Удобрения, вносимые в 1963 г.
[2] Удобрения, вносимые в 1964 г.

Таблица 94

Содержание витамина B_{12} в бентосе рыбоводных прудов

№ пруда	Доза удобрения, внесенного в 1963 г.	Содержание B_{12}, в *мкг%* на сухое вещество	
		1963 г.	1964 г.
6 и 7 (контрольные)	Не удобряли	3,32	1,46
1 и 8	5 *кг/га* хлористого кобальта	—	2,04
2 и 3	10 *кг/га* хлористого кобальта	4,48	1,83
4 и 5	10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	13,36	4,05

Таблица 95

Потребление пищи сеголетками карпа при удобрении прудов кобальтом и совместно кобальтом, азотом и фосфором, 1963 г.

Доза внесенного удобрения	Средний вес пищи, приходящейся на одного сеголетка	
	мг	% к контролю
Не удобряли (контроль)	82,7	100,0
5 *кг/га* хлористого кобальта	105,7	127,7
10 *кг/га* хлористого кобальта	155,3	187,7
10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	198,8	240,3

Таблица 96

Содержание кобальта и витамина B_{12} в сеголетках карпа в различных вариантах опыта, *мкг*% на сухое вещество

№ пруда	Доза удобрения	1963 г.			1964 г.		
		кобальт	витамин B_{12}	процент кобальта, входящего в витамин B_{12} от содержания его в рыбе	кобальт	витамин B_{12}	процент кобальта, входящего в витамин B_{12} от содержания его в рыбе
	Опытные пруды [1]						
6,7	Не удобряли (контроль)	31,0	24,0	3,2	19,7	17,2	4,0
1,8	5 *кг/га* хлористого кобальта	34,0	34,7	4,6	23,6	30,1	5,5
2,3	10 *кг/га* хлористого кобальта	35,0	40,3	5,1	27,6	31,0	5,0
4,5	10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	33,0	49,3	6,7	34,0	47,0	6,1
	Производственные пруды [2]						
12	18,1 *ц/га* аммиачной селитры (контроль)				23,0	17,5	3,4
11	7 *кг/га* хлористого кобальта (дробное внесение) и 21,4 *ц/га* аммиачной селитры				26,1	24,5	4,2
1	7 *кг/га* хлористого кобальта (разовое внесение) и 15,5 *ц/га* аммиачной селитры				27,5	22,4	3,8

[1] Удобрения вносились в 1963 г.
[2] Удобрения вносились в 1964 г.

личеств кобальта) в планктоне и бентосе и увеличение их биомассы.

Усвоенный планктоном и бентосом кобальт включается в биогенную миграцию следующим звеном пищевой цепи — рыбой. В результате рыба, выращенная в удобренных кобальтом прудах, получает большее количество пищи, богатой кобальтом и витамином B_{12}. О вовлечении кобальта в биогенную миграцию можно судить по повышению содержания этого элемента и витамина B_{12} (в 1,5—2 раза) в рыбе, выращенной в удобренных кобальтом прудах (табл. 96).

На второй год после внесения кобальта в водоемы содержание витамина B_{12} в рыбе удобренных прудов также выше (в 1,2—2,7 раза), чем в контроле. Особенно благоприятно влияет на это комплексное удобрение. Таким образом, и на второй год после внесения кобальта в пруды водные и иловые организмы включают его в биогенную миграцию. Интересно отметить, что в сеголетках карпа, обитающих в удобренных прудах, с содержанием витамина B_{12} связано примерно в 2 раза больше кобальта (4,6—6,7%) от общего содержания этого элемента в рыбе по сравнению с контрольными сеголетками (3,2—4%). Особенно богата витамином B_{12} печень рыб. В табл. 97 представлены данные за 1964 г. по содержанию витамина B_{12} в печени рыб, выращенных в удобренных и не удобренных кобальтом прудах (опытных и производственных).

В печени рыб, выловленных из удобренных в 1963 г. прудов, содержится в 1,5—3 раза больше витамина B_{12} по сравнению с контролем.

Таблица 97

Содержание витамина B_{12} в печени сеголетков карпа, выращенных в различных вариантах опыта, 1964 г.

№ пруда	Доза удобрений	Содержание витамина B_{12}, *мкг*% на сырое вещество		
		август	сентябрь	октябрь
	Опытные пруды[1]			
6,7	Не удобряли (контроль)	413	584	701
1,8	5 *кг/га* хлористого кобальта	602	834	1002
2,3	10 *кг/га* хлористого кобальта	527	702	863
4,5	10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	794	1076	2096
	Производственные пруды[2]			
12	18,1 *ц/га* аммиачной селитры (контроль)	436	498	595
11	7 *кг/га* хлористого кобальта (дробное внесение), 21,4 *ц/га* аммиачной селитры	566	607	840
1	7 *кг/га* хлористого кобальта (разовое внесение) и 15,5 *ц/га* аммиачной селитры	528	583	773

[1] Удобрения вносились в 1963 г.
[2] Удобрения вносились в 1964 г.

Наиболее высокие количества обнаружены в печени рыб, выращенных в прудах с комплексным удобрением.

В производственных прудах разница между контрольными и опытными водоемами по содержанию витамина B_{12} в печени рыб составляла 30—40%. Наиболее эффективным оказалось дробное внесение кобальта. Интересно отметить, что с возрастом рыбы количество витамина B_{12} в печени увеличивается. Так, в контрольных прудах в августе печень рыб содержала витамина B_{12} 413, а в октябре — 701 *мкг*%. В прудах с комплексным удобрением эти величины составляли соответственно 794 и 2096 *мкг*%.

Увеличение содержания витамина B_{12} в печени рыб, выращенных в удобренных кобальтом прудах, наблюдала также Недина (1964), проводившая исследования по плану работ Биогеохимической лаборатории АН СССР в селекционном рыбном карповом хозяйстве «Изабелино» (БССР, Минская область).

Удобрение рыбоводных прудов кобальтом и включение его в пищевые цепи приводит, помимо повышения содержания витамина B_{12} в рыбе, к увеличению синтеза в ней жира и продуктов сырого протеина. В табл. 98 представлены данные по содержанию кобальта, витамина B_{12}, жира и продуктов сырого протеина в рыбе, выращенной в удобренных и неудобренных прудах (все расчеты сделаны на биомассу рыбы, приходящуюся на 1 *га* водоема).

Из этой таблицы видно, что рыба, выращенная в 1963 г. в контрольных прудах, содержала 15 *мг* кобальта, тогда как сеголетки, выловленные из водоема, удобренного 10 *кг/га* хлористого кобальта,— 31,4 *мг* (в 2 раза больше), а из пруда с комплексным удобрением — 39,3 *мг* (в 2,6 раза больше). Рыба опытных водоемов (с внесением хлористого кобальта в количестве 10 *кг/га* и комплексного удобрения) содержит

соответственно 36,1 и 68,8 *мг* витамина B_{12}, рыба контрольных прудов — 11,6 *мг*, т. е. в 3—5 раз меньше. В сеголетках контрольных водоемов найдено 3,2 *кг* жира, в сеголетках опытных прудов — 6,9 и 8,9 *кг* (в 2—2,8 раза больше). Продукты сырого протеина в рыбе контрольного водоема содержатся в количестве 30,0 *кг*, в рыбе удобренных прудов (10 *кг/га* и комплексное удобрение) — в количестве 59,4 и 78,8 *кг*. Подобные различия наблюдались и в 1964 г., т. е. через год после внесения кобальта в пруды.

Таким образом, при удобрении рыбоводных прудов хлористым кобальтом улучшается качество рыбы как пищевого продукта для человека, что имеет большое практическое значение.

Отмеченное нами повышение синтеза белка у рыбы под влиянием внесения кобальта в пруды приводит к значительному увеличению био-

Таблица 98

Улучшение качества рыбной продукции в результате вовлечения кобальта в биогенную миграцию (средняя влажность рыбы — 80%)

Количество удобрения, внесенного в 1963 и в 1964 гг.	Биомасса, *кг/га*		Содержание в биомассе			
	сырое вещество	сухое вещество	кобальта, *мг*	витамина B_{12}, *мг*	жира, *кг*	сырого протеина, *кг*
Не удобряли (контроль), 1963 г	242,4	48,5	15,0	11,6	3,2	30,0
10 *кг/га* хлористого кобальта, 1963 г.	448,8	89,7	31,4	36,1	6,9	59,4
10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры, 2 *ц/га* суперфосфата, 1963 г.	596,9	119,3	39,3	68,8	8,9	78,8
5 *кг/га* хлористого кобальта, 1964 г.	608,7	121,7	28,7	36,6	13,9	68,4
10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	675,8	135,2	45,9	63,4	12,6	88,0

Таблица 99

Увеличение биомассы рыбы за счет включения в биогенную миграцию кобальта, внесенного в опытные пруды (вылов сеголетков осенью)

Количество удобрений, 1963 и 1964 гг.	1963 г.					1964 г.				
	Посадка мальков, *тыс/га*	Биомасса одной рыбы		Общая биомасса		Посадка мальков, *тыс/га*	Биомасса одной рыбы		Общая биомасса	
		г	процент к контролю	*кг/га*	процент к контролю		*г*	процент к контролю	*кг/га*	процент к контролю
Контроль	12,0	25,2	100,0	242,4	100,0	30	20,5	100,0	409,8	100
5 *кг/га* хлористого кобальта	12,4	30,7	120,1	299,8	123,6	33,7	26,3	128,3	608,7	148
10 *кг/га* хлористого кобальта	12,7	40,6	161,1	488,8	185,1	—	—	—	—	—
10 *кг/га* хлористого кобальта, 12 *ц/га* аммиачной селитры и 2 *ц/га* суперфосфата	13,8	52,0	206,3	596,9	246,2	36,6	25,7	135,1	676,8	164,9

массы рыбы в этих прудах. Из табл. 99 видно, что биомасса выловленных рыб и прудов, удобренных в 1963 г. комплексными удобрениями, составляла 596,9 *кг/га*, что превышало таковую контрольных прудов (242,4 *кг/га*) на 146,2%. Через год (в 1964 г.) биомасса удобренных в 1963 г. комплексными удобрениями прудов (676,8 *кг/га*) была выше биомассы контрольных прудов (409,8 *кг/га*) на 64,9%.

Таким образом, и на второй год после внесения кобальта в пруды явно проявлялось его воздействие, окончательным результатом которого является значительное повышение биомассы рыб в этих прудах по сравнению с контрольными.

Под влиянием кобальта, вовлеченного в биогенную миграцию, биомасса рыб, выращенных в удобренных кобальтом производственных прудах, возрастает на 36,9—42,4%. Наши данные были подтверждены и исследованиями Н. С. Нединой (1964). Таким образом, проведенные нами исследования с внесением в пруды хлористого кобальта и искусственным созданием запасов этого элемента в иле раскрывают вероятные закономерности биогенной миграции кобальта через пищевые цепи водоемов (Ковальский, Крымова и др., 1964; Ковальский, Летунова, 1966; Ковальский, Крымова, Летунова, 1967).

Как видно, применение принципов геохимической экологии, в этом конкретном случае путем добавочного депонирования кобальта илом водоемов, позволяет изменять пути и характер круговорота кобальта в водоемах (а равно и других элементов в разных средах), показывает возможность искусственного создания выгодных для человека условий ведения сельского хозяйства.

Практическое значение геохимической экологии при культивировании лекарственных растений

Использование данных геохимической экологии может помочь повысить содержание действующих начал в лекарственных растениях.

Установлено, что естественные геохимические факторы среды влияют на развитие растений и синтез в них биологически активных соединений. Этим частично можно объяснить неоднократно наблюдавшиеся усиление или ослабление процесса продуцирования действующих веществ в лекарственных растениях в условиях различных биогеохимических зон или провинций (Гринкевич, Ковальский, Грибовская, 1970).

По данным Бертрана (Bertrand, 1958) наперстянки, выросшие на почве, богатой марганцем, накапливают большое количество сердечных гликозидов. Было установлено, что почвы, содержащие титан, способствуют накоплению алкалоидов у чистотела — Chelidonium majus (Золотницкая, 1958). Известны также факты изменения не только количества, но и качественного состава биологически активных соединений растений в зависимости от условий произрастания. Такие сведения Генри сообщает об алкалоидных растениях (Henry, 1949), а Самылина (1968) о растениях, содержащих кумарины.

Кафедра фармакогнозии 1 Московского медицинского института (ММИ) им. И. М. Сеченова совместно с Биогеохимической лабораторией АН СССР в последние годы проводила биогеохимическое изучение ряда лекарственных растений. Изучался природный комплекс микроэлементов в лекарственных растениях, содержащих определенные группы биологически активных соединений, собранных в разных биогеохимических зонах страны. В качестве объектов исследования были взяты растения, содержащие флавоноиды, алкалоиды, гликозиды сердечной группы, а также группа растений тонизирующего действия. В связи с различным содержанием микроэлементов в почвах изучалось их накопление в органах растений из Московской, Владимирской, Курской, Ленинградской, Витеб-

Таблица 100

Влияние геохимических факторов на содержание в растениях рода Fagopyrum микроэлементов и флавоноидов

Место произрастания	Содержание в абсолютно сухом веществе, в %			Содержание меди в абсолютно сухом веществе, $n \cdot 10^{-4}$%		Примечание
	рутин	сумма антоцианов в пересчете на цианидин	сумма всех флавоноидов	растение	почва	
Владимирская обл., Камешковский р-н, с. Пенкино	3,5	8,4	11,9	9	11	Анализировалась надземная часть гречихи посевной, сорт «Богатырь», диплоидная форма, в фазу цветения. В таблице приводится средний результат из трех параллельных определений
Владимирская обл., Камешковский р-н, с. Марьино	4,1	10,2	14,3	10	15	
Московская обл., Тестово. Ботанический сад 1 ММИ им. Сеченова	5,2	12,5	17,7	12	25	
Окрестность Пятигорска	6,2	16,4	22,6	20	37	
Полтавская обл., Лубенский р-н, с. Березоточа	7,9	18,8	26,7	26	50	
Ленинград, Ботанический сад, Фармацевтический ин-т	8,8	22,7	31,7	37	83	

ской, Полтавской, Хмельницкой и Челябинской областей; Узбекской ССР, Башкирской и Аджарской АССР; Крыма, Северного Кавказа, Центрального Тянь-Шаня, Сихотэ-Алиня; района оз. Иссык-Куль; Приморского и Хабаровского краев. Проведенные исследования дали возможность установить, что лекарственные растения, содержащие определенные группы биологически активных соединений, способны накапливать необходимые им микроэлементы, а степень их накопления зависит от места обитания, от содержания их в почве. Растения, содержащие флавоноиды (представители рода Fagopyrum), богаты медью и хромом (табл. 100); алкалоидные (род Atropa) — марганцем, кобальтом и медью (табл.101); сердечные гликозиды (род Digitalis) — марганцем, хромом и молибденом (табл. 102); тонизирующего действия (роды Panax, Aralia, Echinopanax, Eleutherococcus, Kalopanax, Acantopanax, Lycium) накапливают молибден, марганец, железо, стронций и барий.

Была установлена корреляция между содержанием меди в почве и накоплением флавоноидов у растений рода Fagopyrum; концентрацией марганца, молибдена в почве и биологической активностью листьев у представителей рода Digitalis; содержанием меди, марганца и кобальта в почве и образованием алкалоидов тропанового ряда у представителей рода Atropa.

Изучение распределения микроэлементов по органам растений показало, что химические элементы, участие которых предполагается в биогенезе биологически активных веществ, накапливаются преимущественно в тех органах растений, где происходит продуцирование этих соединений, чаще всего в листьях и корнях.

На основании полученных данных было сделано предположение о возможном участии микроэлементов в биогенезе определенных групп биологически активных соединений, в качестве вероятных активаторов ферментативных систем.

Таблица 101

Влияние геохимических факторов на содержание в растениях рода Atropa микроэлементов и алкалоидов тропанового ряда

Место произрастания	Содержание тропановых алкалоидов в пересчете на гиоциамин в абсолютно сухом веществе, в %	Содержание микроэлементов в абсолютно сухом веществе, $n \cdot 10^{-4}$ %						Примечание
		растение			почвы			
		Cu	Co	Mn	Cu	Co	Mn	
Ташкент, Ботанический сад, Фармацевтический ин-т	0,72	27	6	197	20	6	120	Анализировались листья растений в фазу цветения
Ленинград, Ботанический ин-т им. Комарова АН СССР	0,65	21	5	154	25	5	110	
Курск, Ботанический сад, Фармацевтический ин-т	0,35	20	1	88	22	1	58	

Для подтверждения этого положения были поставлены опыты экологического моделирования, при котором изучалась реакция растительного организма на введение дополнительных количеств отдельных химических элементов. Опыты были проведены в течение пяти вегетационных периодов в ботаническом саду 1 ММИ им. И. М. Сеченова. Микроэлементы вводились в растения путем некорневой подкормки, предпосевной обработки семян и непосредственно в почву. В обработанных и контрольных растениях определяли качественный состав и количественное содержание биологически активных соединений, микроэлементов и активность ферментов, которые могут участвовать в синтезе действующих начал лекарственных растений.

Было установлено, что обработка растений микроэлементами вызывает увеличение биологической массы, усиливает рост и развитие растений. У гречихи под действием меди биологическая масса увеличивается

Таблица 102

Влияние геохимических факторов на содержание в растениях рода Digitalis микроэлементов и биологически активных веществ

Место произрастания	Биологическая активность листьев, выраженная в ЛЕДах	Содержание микроэлементов в абсолютно сухом веществе, $n \cdot 10^{-4}$ %				Примечание
		растение		почва		
		Mn	Mo	Mn	Mo	
Витебск, Ботанический сад, Медицинский ин-т	55	109	10	100	11	Анализировали листья двухлетних растений в фазу цветения
Хмельницкая обл., Каменец-Подольский р-н, свх. им. С. Орджоникидзе	66	132	12	140	12	
Ташкент, Ботанический сад, Медицинский ин-т	72	159	14	350	14	

в 2,5 раза, у наперстянок на 40—95%. В обработанных растениях по сравнению с контролем увеличивается также содержание действующих веществ, вводимых элементов и активность ферментов. У растений рода гречихи под влиянием дополнительных количеств меди увеличивалось содержание рутина на 25—56%, цианидина — на 98—147%, меди — в 5—10 раз. В обработанных медью растениях гречихи отмечено также значительное повышение активности полифенолоксидазы. Проведенные исследования позволили сделать вывод, что медь, повышая активность ферментов фенолазного комплекса, стимулирует биосинтез флавоноидов у представителей рода Fagopyrum, а у растений рода Atropa ведет к повышению содержания алкалоидов под влиянием марганца, кобальта и меди. Действие кобальта увеличивает суммарное содержание алкалоидов в листьях на 54% и повышает активность аргиназы на 55%. Содержание этого элемента в листьях увеличивается в 5 раз. Под влиянием кобальта и марганца в листьях растений повышается содержание орнитина и фенилаланина — предшественников тропановых алкалоидов.

Влияние дополнительных количеств марганца и молибдена было изучено на представителях рода Digitalis. Под влиянием молибдена биологическая активность листьев наперстянки пурпуровой, выраженная в ЛЕДах, повышается на 42%, а суммарное содержание сердечных гликозидов — на 20%. Марганец вызывает увеличение биологической активности на 16%, суммарного содержания сердечных гликозидов — на 15%. При определении нативных гликозидов установлено, что под влиянием молибдена увеличивается одновременно содержание пурпуреагликозида А и В, а под влиянием марганца, главным образом,— пурпуреагликозида В.

Результаты проведенных экологических исследований лекарственных растений в разных условиях произрастания и моделирование их в ботаническом саду показали большое влияние геохимических факторов среды на образование биологически активных соединений у представителей родов Fagopyrum, Atropa и Digitalis. Использование микроэлементов в качестве микроудобрений позволит с одной и той же единицы посевной площади получать обычно удвоенное количество лекарственного растительного сырья, обогащенного микроэлементами и биологически активными соединениями.

Биогеохимические методы поисков рудных тел

Биогеохимический метод поисков рудных тел основан на экологическом изучении растений в условиях повышенного содержания в почве определенных химических элементов. Этот метод, разрабатывавшийся в течение последних 30—35 лет, сводится к определению содержания и соотношения химических элементов в почве, особенно в гумусированном слое, и в растениях, в пределах ореола рассеяния элементов над рудами, залегающими на глубине до 20, иногда до 40 *м*. Идея В. И. Вернадского о способности растений концентрировать химические элементы была использована при поисковых исследованиях (Виноградов, 1954; Малюга, 1963; Brooks, 1972). Большое значение приобретают растения-концентраторы определенных химических элементов, эндемы-растения, избирательно нуждающиеся в определенном элементе и, поэтому, привязанные к рудным местам, наконец, морфологически измененные и больные растения (эндемические заболевания), появление которых зависит от достижения во внешней среде или в организме пороговой концентрации определенного элемента. Из сказанного следует, что биогеохимический метод по сути дела основан на данных геохимической экологии. Геохимики часто рассматривают биогеохимический метод поисков как самостоятельный,

существующий независимо от геоботанического. На практике, в полевых условиях, биогеохимические исследования концентрации химических элементов в почве и в растениях (целых или в их различных органах) не могут быть отделены от характеристики популяций отдельных видов и их сообществ от учета изменчивых форм растений, эндемов и появления признаков эндемических болезней. По самой идее создания биогеохимического поискового метода должны быть учтены реакции организмов на определенные концентрации химических элементов в биосфере и должны войти в план биогеохимических исследований (Виноградов, 1954), как это неизбежно делается при изучении азональных биогеохимических провинций. Но не все критерии во всех отдельных случаях при поисках приобретают одинаковое значение. Иногда исследования могут ограничиваться только определением металлов в почвах и растениях, иногда же необходимы и другие критерии, например, реакции организмов. Конечно, при поисках могут использоваться только критерии геоботанические, тогда метод поисков называют геоботаническим. Геоботанические поиски являются такой разновидностью биогеохимических поисков, когда ярко выраженная приуроченность к тем или иным месторождениям отдельных растительных видов, их сообществ или патологических изменений растительности, делает излишними химические опробования почв и растений (Кузин, 1959). Суть дела не в названии метода, а в раскрытии биогеохимических закономерностей образования локальных провинций, позволяющих оконтурить территории над рудными телами (Викторов и др., 1962; Несветайлова, 1970). А. П. Виноградов (1954) различает две формы концентрирования растениями химических элементов — групповую и селективную. Такая классификация должна быть экологической. При этом, как мы считаем, должна быть обязательно изучена внутрипопуляционная изменчивость растений. Без анализа индивидуальных растений нельзя судить о внутрипопуляционной изменчивости.

А. П. Виноградов (1954) обобщил накопившиеся в литературе материалы и дал список растений индикаторов для ряда химических элементов. Наибольший интерес представляют поиски по растениям следующих элементов: хрома, марганца (железа), кобальта, никеля, меди, цинка, молибдена, серебра, олова, вольфрама, золота, свинца и ванадия, вероятно ртути и платины.

Концентрирование ряда химических элементов в почвах и растениях над месторождениями достигает значительных размеров, что делает биогеохимические поиски совершенно реальными. Так, например, над месторождениями никеля (Южный Урал) концентрирование этого металла в почвах по сравнению с нормой повышается в 63 раза, в растениях — в 30 раз (Малюга, 1950). Такие различия в концентрировании легко уловимы. Но они могут достигать и значительно большей степени. Содержание ванадия, никеля, меди, цинка, молибдена, свинца в золе растений над месторождениями может повышаться в 100 раз, хрома — в 200, марганца и урана — в 1000 раз (Виноградов, 1954).

Столь же четкие результаты получены М. М. Сторожевой (1954) для накопления никеля в измененных, уродливых формах растений над никелевым месторождением (см. табл. 31).

Из данных этой таблицы видно, что сочетание экологического изучения растений и определения в них содержания никеля может также явиться критерием нахождения рудных тел. Подобные примеры можно привести и для других различных химических элементов. Некоторые авторы приводят диагностические таблицы изменений растений в условиях обогащения среды различными химическими элементами. Биогеохимический поисковый метод имеет несомненное практическое значение. Д. П. Малюга в своей монографии «Биогеохимический метод поисков рудных месторождений» (1963) приводит сводные данные по рудопроявлениям, найденным биогеохимическим методом (табл. 103).

Таблица 103

Перечень рудопроявлений, найденных биогеохимическим методом (Малюга, 1963)

Химический элемент-индикатор	Месторождение	Способ обнаружения	Страна	Автор, год
Cr	Хромитовое	По остролисту	США, Мериленд и Пенсильвания	Singewald, 1928
Zn	Цинковое и полиметаллическое	По галмейной фиалке	Западная Европа	Linstow, 1929
Zn	Полиметаллическое	По гумусовому слою почвы	США, долина р. Миссисипи	Fowller, 1950
Cu	Медистое	По мхам	Швеция	Pirrson, 1948
Cu	Медистое	По золе веток бальзамина	Квебек	Riddel, 1952
W	Вольфрамовое	По золе вереска	Корнвалл, Швеция	Palmqvist, Brudin, 1939
Sn	Касситеритовое	По золе вереска	Корнвалл, Швеция	Ткалич, 1938
Fe	Сульфидно-арсенидное	По золе травянистых растений	Дальний Восток, СССР	Vogt, 1943
Cu	Медистое	По золе листьев березы и ивы	Норвегия	Narten, Cannon, 1960
U, Se	Урановое	По золе можжевельника и сосны	Нью-Мексико	Cannon, 1955
Zn	Цинковое	По золе ивы	Район Нью-Йорка	Cannon, 1960
U, Se	Урановые аномалии	По золе можжевельника	США, Юта	Cannon, 1960
U	Урановые аномалии	По золе сосны	США, Юта	Kleinhampl, Cannon, 1960
Mo	Медно-молибденовое	По гумусовому слою почвы и золе растений	Каджарап, Армянская ССР	Малюга, 1958
Fe	Медистое	По золе березы и пихты	Сибирь	Ткалич, 1952
Cu, Ni	Медно-сульфидная жила	По гумусовому слою почвы и золе растений	Тувинская АССР	Виноградов, Малюга, 1957
Pb	Полиметаллическое	По гумусовому слою почвы	Ахтала, Армянская ССР	Макарова, 1960
Sn, Be	Редкометальное в пегматитовых жилах	По гумусовому слою почвы и золе растений	СССР	Астрахан, Грабовская и др., 1960
Hg		По гумусовому горизонту почвы и золе растений	СССР (Кавказ)	Малюга, 1965

Для широкого внедрения в практику биогеохимического поискового метода необходимо не только уметь оконтурить территорию над рудными телами, не только нанести на карту рудных полей изоконцентрации содержания металлов в почвах и растениях, но и принять во внимание все теоретические положения в области биогенной миграции химических элементов над рудными телами, залегающими на различной глубине, в различных почвенно-климатических зонах. Процессы биогенной миграции различных форм соединений химических элементов еще мало разрабатывались. Для изучения процессов миграции недостаточно учитывать физико-химические свойства элементов, определяемые атомным строением элемента — валентность, ионные радиусы, поляризацию ионов и проч.

Важное значение имеет также состояние среды, в которой происходит миграция — процессы выветривания, почвообразования, коллоидно-дисперсных свойств почвы. Определение подвижности химических элементов, устанавливаемое химическими методами, не может характеризовать усвояемость их растениями. Единственный критерий физиологической подвижности — это определение степени накопления химических элементов в растениях, который и следует считать прямым методом.

Биогенные факторы миграции химических элементов очень сложны. Корневая система у разных видов в различных условиях развивается неодинаково, достигая иногда больших глубин и значительно простирается в горизонтальном направлении. Несомненно, что морфология корневой системы имеет значение в поглощении химических элементов. Но особенно важна тесная связь между внешними условиями питания растений и обменом веществ (Петербургский, 1959). Многочисленными работами было установлено, что поглощение веществ растением зависит от состояния и жизнедеятельности всех органов растения (Колосов, 1962). Поглощение веществ корневой системой — активный процесс, который необходимо рассматривать как часть целой системы жизнедеятельности растения. Этот процесс связан с синтетической деятельностью корневой системы, имеющей и теоретическое значение для познания единства растения с окружающей средой (Ратнер, 1958). Особенно интересна в этом отношении выделительная деятельность корней и почвенных микроорганизмов, которым присуща огромная геохимическая энергия. В почву выделяются, как продукты жизнедеятельности не только минеральные вещества (Ca, K, Mg, Na, NH_4OH, CO_2, SO_4'', PO_4''' и др.), но и многочисленные органические соединения — многие аминокислоты и амиды, щавелевая, лимонная, яблочная, фумаровая, пировиноградная, янтарная, салициловая, уксусная, коричная, масляная, гликолевая, муравьиная и малоновая кислоты; многие углеводы и их производные (спирты, глюкозиды), витамины — тиамин, биотин, рибофлавин, пиридоксин, никотиновая кислота, пантотеновая кислота, фолиевая кислота, кобаламин и другие, ферменты, ростовые вещества (Грюммер, 1957; Гродзинский, 1965). Различные виды растений иногда весьма специализированы в выделении определенных веществ. Многие из этих выделений корневой системы способны образовывать комплексные соединения с металлами почвы вне живых клеток. Такие комплексные соединения в одних случаях тормозят поглощение растением определенных химических элементов, в других, наоборот, усиливают. При различных почвенных условиях, различных концентрациях в них металлов, корни одних и тех же видов растений выделяют различные вещества и в различных количествах. Существует удивительная связь между корневыми выделениями, металлами почвы и адаптированностью растений к геохимической среде. Очевидно, что эволюцию растительного организма, его приспособленность к среде, необходимо рассматривать в условиях единства жизни и среды. Существует специфическая связь между корневой системой и химическими элементами почвы. Биогенная миграция химических элементов в почве — это экологическая проблема, которая должна решаться на молекулярном уровне (Ковальский, Карабач, 1972а, б).

Таким образом, резюмируя все сказанное выше, следует отметить, что вопросы биогенной миграции химических элементов над рудными телами и роль жизнедеятельности растений в этом процессе нельзя решать только методами геохимии. Обсуждаемая проблема является проблемой биогеохимической и ее решение возможно при комплексном использовании методов биологии, биохимии и геохимии. Как уже указывалось, почвенная микрофлора в процессах миграции химических элементов должна играть немалую роль. Живые клетки микроорганизмов в связи с их жизнедеятельностью поглощают из почвы различные химические элементы, вводят их в новые биогенные продукты, которые могут выделяться мик-

роорганизмами или освобождаться при их отмирании. Микроорганизмы выделяют, подобно корням, многие органические вещества в почву, являющиеся «факторами» биогенной миграции химических элементов. Поэтому пути миграции химических элементов над рудными телами и концентрирования их в почве и в растениях не могут быть поняты без изучения важных факторов этой миграции, связанных с метаболизмом. Формы таких соединений еще очень мало известны. Биогеохимические закономерности миграции химических элементов должны быть еще изучены. Изучению должна быть подвергнута и большая пограничная область на стыке биологии, биохимии и геохимии, так как без понимания процессов биогенной миграции над рудными телами не может быть создана теория биогеохимических поисков. В то же время изучение биогенной миграции химических элементов необходимо для понимания вопросов формирования азональных биогеохимических провинций как субрегионов биосферы.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова С. А. 1964. Патоморфология периферической нервной системы при энзоотической атаксии.— Автореф. канд. дисс. Махачкала.

Авцын А. П. 1964. Предмет, задачи и методы советской географической патологии.— В кн. «Проблемы географической патологии». Ин-т морф. челов. АМН СССР. М.

Авцын А. П. 1972. Введение в географическую патологию. М., «Медицина».

Айдарханов Б. А., Зельцер М. Е., Ников П. С. 1969. Потенциальная зобная опасность Юго-Востока Казахстана.— В кн. «Эндемический зоб Юго-Востока Казахстана». Алма-Ата.

Айнгорн Н. М. 1963. К вопросу о содержании некоторых микроэлементов в организме животных и человека. Улан-Удэ.

Айнгорн Н. М., Чарторижская Н. А. 1966. Сравнительная характеристика содержания микроэлементов при заболевании щитовидной железы.— В кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», т. 2. Улан-Удэ.

Алекин О. А. 1948. Общая гидрохимия (химия природных вод). Л., Гидрометеоиздат.

Алексеева-Попова Н. В. 1969. Содержание микроэлементов в растениях Полярного Урала, произрастающих на разных горных породах.— В кн. «Микроэлементы биосферы и их применение в сельском хозяйстве». Улан-Удэ.

Алексик В. И. 1963. Уровень молибдена и меди во внешней среде различных зон Закарпатья и наличие биогеохимических эндемий.— В кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев. Изд-во сельскохоз. литер. Укр.ССР.

Аливердиев А. А. 1954. Энзоотическое заболевание ягнят с явлениями парезов, параличей и меры борьбы с ним. Махачкала.

Андрианова Г. А. 1971. Содержание микроэлементов в почвообразующих породах, почвах и растениях центральной Якутии. Геохимия, 4.

Антонов Ю. Г., Платаш И. Т. 1954. Зависимость между количеством йода в почвах Станиславской области и частотой зобной болезни. Врачебное дело, 6.

Антонов Ю. Г. 1958. Микроэлементы щитовидной железы человека в норме и при эндемическом зобе.— В сб. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине». Рига.

Антонов Ю. Г. 1959. Микроэлементы в почвах и эндемический зоб. Изв. АН СССР, серия биол., 2.

Аристовская Т. В. 1965. Микробиология подзолистых почв. М.— Л., «Наука».

Аристовская Т. В. 1969. Теоретические аспекты проблемы определения численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Тезисы докл. к конф. по вопросам учета численности и биомассы почвенных микроорганизмов (16—18 декабря 1969). М.

Аскарова Я. М. 1966. Влияние меди и свинца на развитие эндемического зоба.— В кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Улан-Удэ.

Аугустайтене Е. Ю. 1966. Влияние микроэлементов марганца, молибдена и цинка на содержание азота и аминокислот в пекарских дрожжах.— Труды АН Лит.ССР, серия В, 1 (39).

Бабенко Г. А. 1965. Микроэлементы в экспериментальной и клинической медицине. Киев, «Здоровье».

Базилевская Н. А., Сибирцева З. А. 1950. Изменение окраски венчика у Escholtzia californica под влиянием микроэлементов.— Бюлл. Главного бот. сада, 5.

Базилевич Н. И., Родин Л. Е. 1969. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли.— В кн. «Общие теоретические проблемы биологической продуктивности», Л., «Наука».

Баранов В. И., Кузьмина Л. А. 1958. Скорость отложения илов Индийского океана. Геохимия, 2.

Басс-Шадхан Х. Ф. 1959. Влияние некоторых микроэлементов на морфологические и биохимические изменения дрожжевой клетки Saccharomyces cerevisiae.— В кн. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине». Рига, Изд-во АН Латв.ССР.

Басс-Шадхан Х. Ф. 1963. Влияние марганца, меди и кобальта на синтез биологически активных веществ дрожжами Saccharomyces cerevisiae.— В кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев.

Баштан Ф. А. 1959. Питание и обмен йода у лиц, проживающих в Буковинском очаге зобной болезни.— В сб. «Зобная болезнь». Киев.
Белякова Т. М. 1970. Флюороз как биогеохимическая эндемия, связанная с избыточным содержанием фтора в природных водах. В сб. «Микроэлементы в ландшафтах СССР». Изд-во МГУ.
Берг Л. С. 1958. Основы климатологии. Учпедгиз, Л.
Бердиев Н. П., Пушкарев Р. П., Товмасян Д. А. 1966. К изучению состояния сельскохозяйственных животных в очагах зобной эндемии Вахшского и Кулябского районов Таджикской ССР.— В кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», т. 2. Улан-Удэ.
Бердникова А. В. 1964. О содержании урана во внешней среде и выделениях человека. Вопр. питания, 4.
Бершова О. И. 1956. Влияние микроэлементов на почвенные бактерии. Сообщение I. Использование молибдена культурой азотобактера. Микробиологический ж., 18, № 1.
Бершова О. И. 1965. Микроэлементы и почвенные микроорганизмы. Киев, «Наукова думка».
Бурксер Е., Бурксер В., Капустин Н., Короповский В. 1936. Опыт исследования некоторых малых составных частей воздуха на побережье Черного и Азовского морей.— В кн. «Академику В. И. Вернадскому», т. 1.
Бурьянова Е. З. 1961. Селеноносность осадочных пород Тувы. Геохимия, 7.
Буялов Н. И., Швыряева А. М. 1955. Геоботанические методы исследований при поисках борного сырья.— Труды ВАГ Та, 1.
Быховский В. Я., Мантрова Г. В., Зайцева Н. И. 1969. Влияние возраста культуры и условий культивирования на биосинтез витамина B_{12} и порфиринов *Propionibacterium shermanii*. Прикладная биох. и микробиол., 5, № 1.
Вавилов Н. И. 1957. Мировые ресурсы зерновых культур и льна. Изд-во АН СССР, М.— Л.
Верживовская Н. В., Швайко И. И. 1959. Избыток марганца в пище и функция щитовидной железы в условиях йодной недостаточности. Пробл. эндокринол. и гормонотерапии, 5.
Вернадский В. И. 1934а. Проблемы биогеохимии, 1, Л.
Вернадский В. И. 1934б. Радиоактивные химические элементы рядов урана, тория и актиния в земной коре.— В кн. «Очерки геохимии». ОНТИ.
Вернадский В. И. 1940. Биогеохимические очерки. М., Изд-во АН СССР.
Вернадский В. И. 1944. Несколько слов о ноосфере. Успехи соврем. биол., 18, в. 2.
Вернадский В. И. 1960. Избранные сочинения, т. 5. М., Изд-во АН СССР.
Вернадский В. И. 1965. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., «Наука».
Вернадский В. И., Виноградов А. П. 1931. О химическом элементарном составе рясок (Lemna) как видовом признаке. Докл. АН СССР, серия А, № 6. Л.
Викторов С. В., Востакова Е. А., Вышивкин Д. Д. 1962. Введение в индикационную геоботанику. Изд-во МГУ.
Виноградова Х. Г. 1943. О содержании молибдена в растениях семейства Leguminosae. Докл. АН СССР, 40, № 1.
Виноградова Х. Г. 1954. Молибден в растениях в связи с их систематическим положением.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 10.
Виноградов А. П. 1927. Йод в природе. Природа, 9.
Виноградов А. П. 1935. Химический элементарный состав организмов и периодическая система Д. И. Менделеева.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 3.
Виноградов А. П. 1938. Биогеохимические провинции и эндемии. Докл. АН СССР, 18, № 4—5.
Виноградов А. П. 1940. Содержание меди в различных почвах (к вопросу о происхождении так называемой «болезни обработки злаков»). Докл. АН СССР, нов. серия, 27, вып. 9.
Виноградов А. П. 1946. Геохимическая обстановка в районе распространения зоба. Известия АН СССР, серия географ. и геофиз., 10, № 4.
Виноградов А. П. 1949а. Биогеохимические провинции.— Труды Юбилейной сесс. АН СССР (100-летие со дня рождения В. В. Докучаева), М.
Виноградов А. П. 1949б. О причинах происхождения уровской эндемии.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 9.
Виноградов А. П. 1954. Поиски рудных месторождений по растениям и почвам.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 10.
Виноградов А. П. 1957. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. Изд-во АН СССР, М.
Виноградов А. П. 1960. О генезисе биогеохимических провинций.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 11.
Виноградов А. П. 1962. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры.— Геохимия, 7.
Виноградов А. П. 1963. Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции.— Геохимия, 3.

Виноградов Б. В. 1956. Совещание по геоботаническим методам при геологических исследованиях.— Изв. ВГО, **88**, вып. 5.
Виноградов В. К., Ерохина Л. В. 1962. Применение кобальта при выращивании сеголетков карпа.— Труды Всерос. НИИ прудового рыбн. хоз., **11**.
Виноградский С. Н. 1952. Микробиология почв. Изд-во АН СССР. М.
Витвицкий В. М. 1967. Влияние антибиотиков на содержание некоторых микроэлементов в клетках культур бактерии протея. Антибиотики, **12**, № 5.
Войнар А. И. 1960. Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М., «Высшая школа».
Гаджиев Ф. М. 1968. Биосинтез тиреоидных гормонов в условиях гипофункции и нормальной деятельности щитовидной железы.— В сб. «Минеральное питание сельскохозяйственных животных и птиц». Фрунзе.
Галахова В. Н. 1959. Вплив міді и кобальту на діяльність щитовидної залози.— Наукові зап. Станісл. мед. інст., вiп. **3**.
Германов А. И., Батулин С. Г. 1959. Некоторые закономерности распределения урана в подземных водах.— Труды Межд. конф. по мирному использ. атомной энергии, 3. М., Атомиздат.
Германов А. И. 1963. Уран в природных водах.— В кн. Основные черты геохимии урана. М., Изд-во АН СССР.
Герасимовский В. И. 1963. Геохимия урана в магматическом процессе.— В кн. «Основные черты геохимии урана». М., Изд-во АН СССР.
Гиреев Г. И. 1968. Биогеохимическое районирование пастбищ Дагестана по микроэлементному составу почв, растительности и реакциям животных организмов. Автореф. докт. дисс. Махачкала.
Гиреева Т. М. 1973. Минеральный, белковый и нуклеиновый обмен у буйволов в условиях медной недостаточности пастбищ Южного Дагестана. Автореф. канд. дисс., Махачкала.
Глазовская М. А. 1953. Почвы равнинной части Иссык-Кульской впадины.— Труды Ин-та геогр. АН СССР (работы Тяньшанской геогр. станции), **56**, № 3.
Гоголев В. Г. 1962. О содержании марганца в щитовидной железе у жителей Амурской области.— В сб. «Микроэлементы в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке». Улан-Удэ.
Гололобов А. Д. 1960. Биогеохимические провинции, обогащенные никелем и медью.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, **11**.
Гордиенко В. М. 1959. Реакция щитовидной железы на струмоген в условиях бромирования.— В сб. «Зобная болезнь». Киев.
Гордиенко В. М. 1961. Йодсодержащие вещества в щитовидной железе и крови у животных, получавших бром.— Украинск. биохим. журн., **33**, № 4.
Градова-Крылова Н. Б. 1967. Влияние молибдена на фиксацию атмосферного азота некоторыми свободноживущими микроорганизмами.— В кн. «Биологический» азот и его роль в земледелии». М., «Наука».
Грибовская И. Ф., Летунова С. В. 1969. Применение метода количественного спектрального анализа при изучении геохимической экологии микроорганизмов.— Науч. докл. высш. школы, серия биол. науки, 4.
Гринкевич Н. И., Ковальский В. В., Грибовская И. Ф. 1970. Микроэлементы и биологически активные вещества лекарственных растений.— В кн. «Актуальные проблемы сердечно-сосудистой патологии и болезни обмена веществ». М., «Наука».
Гродзинский А. М. 1965. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, «Наукова думка».
Грюммер Г. 1957. Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. М., ИЛ.
Гуревич Г. П. 1962. Содержание некоторых микроэлементов во внешней среде Приморья в связи с проблемой эндемического зоба.— В кн. «Микроэлементы в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке», т. 1. Улан-Удэ.
Гуревич Г. П., Малютина Л. И. 1962. Естественное содержание кобальта в почвах и пищевых продуктах Приморья в связи с проблемой эндемического зоба.— Труды Владивост. НИИ эпидемиол., микробиол. и гигиены, 2.
Гуревич Г. П., Хмелева М. Г., Кузнецова М. С. 1962. Содержание йода, кобальта и меди в рационах питания воспитанников школы-интерната г. Владивостока.— Труды Владивост. НИИ, эпидемиол. микробиол. и гигиены, 2.
Густун М. И. 1960а. Содержание йода в почвах, кормах и питьевых водах и обмен его в организме овец.— Животноводство, 2.
Густун М. И. 1960б. Обмен йода в организме овец в условиях недостаточного его содержания в кормах и питьевых водах. Автореф. канд. дисс. М.
Гюльахмедов А. Н., Кулиев Ш. М. 1966. Эндемический зоб и содержание йода в некоторых почвах Большого Кавказа.— В кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Улан-Удэ.
Дандамаев Ш. Г. 1960. Изменения гистологической структуры больших полушарий головного мозга ягнят при энзоотической атаксии в условиях биогеохимической провинции Терско-Суланско-Кумской низменности.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 11. М., Изд-во АН СССР.
Дандамаев Ш. Г. 1966. Атаксия ягнят в Дагестане и меры борьбы с ней. Махачкала, Дагестанское книжн. изд-во.

Дмитриченко М. М., Алябьев Г. А. 1967. Сравнительное содержание йода, марганца и кобальта в воде и рыбах рек Верхоленья.— В сб. «Микроэлементы Восточной Сибири», 5. Улан-Удэ.
Докучаев В. В. 1948. Учение о зонах природы. М., Географгиз.
Доксопуло Э. 1961. Никель в растениях, развитых на квашавских серпентинитах.— Труды Тбил. гос. ун-та, 80.
Драгомирова М. А. 1944а. Содержание йода в питьевых водах.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 7.
Драгомирова М. А. 1944б. Содержание йода в продукат питания из различных районов Союза.— Труды Биогеохимич. лабор. АН СССР, 7.
Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. 1967. Генетика популяций и селекция. М., «Наука».
Дубинин Н. П. 1968. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат.
Дымшиц Я. М., Петухина К. А., Попков В. И., Шипицын С. А. 1963. Некоторые микроэлементы в почвах и растениях района эндемического зоба.— В сб. «Вопросы эндемического зоба и тиреотоксикоза в Прибайкальском эндемическом очаге». Иркутск.
Егоров Е. А., Старкова В. Е., Пушкарев Р. П., Бердиев М. 1966. Функция щитовидной железы у нормально развивающихся поросят-заморышей в связи с йодной недостаточностью.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», т. 2. Улан-Удэ.
Егоров Е. А. 1967. О роли ртути в развитии зобной эндемии.— В сб. «Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Д. Востока». Улан-Удэ.
Ермаков В. В. 1963. Хвоя сосны — важный фактор в кормлении овец.— Зап. Забайкальского отд. ВГО, 20.
Ермаков В. В. 1964. Распределение селена в пастбищной растительности, кормах и организме овец.— Труды Всес. ин-та эксперим. ветерин., 30.
Ермаков В. В., Ковальский В. В. 1968. Геохимическая экология организмов при повышенном содержании селена в среде.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 12.
Ермаков В. В. 1965. О распределении селена в органах и тканях овец.— В сб. «Микроэлементы в Сибири», вып. 4. Улан-Удэ.
Жизневская Г. Я. 1972. Медь, молибден и железо в азотном обмене бобовых растений М., «Наука».
Заварзин Г. А. 1957. Участие молибдена в окислении нитратов нитрифицирующими бактериями. Докл. АН СССР, 113, № 6.
Золотницкая С. Я. 1958. Лекарственные ресурсы флоры Армении, т. 1. Ереван, Изд-во АН Арм.ССР.
Зырин Н. Г., Орлов Д. С. 1964. Физико-химические методы исследования почв. Изд-во МГУ.
Игнатьев Е. И. 1968. Медико-географический аспект проблемы биогеохимических эндемий.— В кн. «Географические аспекты некоторых эндемических болезней в Сибири и на Дальнем Востоке». Л., «Наука».
Ильина Т. К. 1966. Влияние молибдена на фиксацию азота микроорганизмами. Микробиол., 35, № 1.
Имшенецкий А. А. 1956. Экспериментальная изменчивость микроорганизмов. М., Изд-во АН СССР.
Каарде И. А. 1952. Особая форма лизухи — болотная болезнь — и ее лечение солями кобальта.— В кн. «Микроэлементы в жизни животных и растений». М., Изд-во АН СССР.
Камчатнов В. П. 1959. Содержание марганца в щитовидных железах здоровых людей и больных зобом. Гигиена и санитар., 4.
Каталымов М. В. 1965. Микроэлементы и микроудобрения. М.— Л., «Химия».
Кашкаров Д. Н. 1945. Основы экологии животных. Л., Учпедгиз.
Келлер Г. А. 1928. Опыты и некоторые общие выводы по экологии солончакового растения. Вестн. опытного дела, № 1—2. Воронеж.
Кист А. А. 1973. Биологическая роль химических элементов и периодический закон. Ташкент, «Фан»,
Кладиенко Д. П. 1959. К вопросу о биологической роли урана в организме млекопитающих животных.— Бюлл. эксперим. биол. и медиц., 48, № 11.
Климахин Н. А. 1963. Содержание бора в основных типах почв некоторых районов Актюбинской области Каз.ССР. В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве». Барнаул.
Климахин Н. А., Аристенко В. Г. 1969. Фторная биогеохимическая провинция Актюбинской области.— Труды 8 научн. сесс. Актюб. гос. мед. ин-та.
Ковалев М. М. 1959а. О содержании кобальта в щитовидных железах и некоторых объектах среды обитания больных эндемическим зобом.— В сб. научн. работ Черновю мед. ин-та, 10.
Ковалев М. М. 1959б. К вопросу о роли марганца как биоэлемента в этиологии эндемического зоба. Пробл. эндокрин. и гормонотерапии, 6, № 3.
Ковалев М. М. 1960. Содержание цинка в некоторых объектах внешней среды, нормальных и патологических щитовидных железах.— Пробл. эндокрин. и гормонотерапии, 6, № 3.
Ковалева Н. В. 1958. Влияние бора на направленность окислительно-восстановитель-

ных процессов и урожай при разном количественном содержании и соотношении микроэлементов в почве.— Труды БИН АН СССР, серия 4, вып. 12.
Ковальский В. В. 1941. Периодическая изменчивость химических свойств организмов и ее биологическое значение. Усп. совр. биол., 14, вып. 3. М., Изд-во АН СССР.
Ковальский В. В. 1952. Значение кобальта для животного организма.— В кн. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М.
Ковальский В. В. 1957. Новые направления и задачи биологической химии сельскохозяйственных животных в связи с изучением биогеохимических провинций. Изд-во Мин. сельск. хоз-ва СССР.
Ковальский В. В. 1958. Новые направления и задачи биологической химии сельскохозяйственных животных в связи с изучением биогеохимических провинций. М., Изд-во Мин. сельск. хоз-ва СССР.
Ковальский В. В. 1960а. Биогеохимическая провинция Терско-Сулакско-Кумской низменности.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 11.
Ковальский В. В. 1960б. Биогеохимические провинции СССР и методы их изучения.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 11.
Ковальский В. В. 1962. Значение геохимической экологии в определении потребности сельскохозяйственных животных в микроэлементах.— В кн. «Микроэлементы в животноводстве». М., Изд-во сельскохоз. лит.
Ковальский В. В. 1963а. Геохимическая экология и ее эволюционное направление. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6.
Ковальский В. В. 1963б. Проблема микроэлементов в животноводстве и пути ее решения.— В кн. «Вопросы химизации животноводства». М., Изд-во АН СССР.
Ковальский В. В. 1964а. Геохимическая экология. Природа, 3.
Ковальский В. В. 1964б. Применение микроэлементов в кормлении сельскохозяйственных животных. М., «Колос».
Ковальский В. В. 1965а. Химическая изменчивость внутренних сред организмов и ее эволюционное значение.— Журн. общ. биол., 26, № 21.
Ковальский В. В. 1965б. Геохимическая экология — новое направление эволюционной биохимии.— В кн. «Функциональная эволюция нервной системы». М.— Л.
Ковальский В. В. 1967. Геохимическая экология — новое направление в изучении изменчивости обмена веществ под влиянием избытка и недостатка микроэлементов.— Докл. ВАСХНИЛ, 11.
Ковальский В. В. 1968. Биогеохимические зоны и провинции. Сельскохозяйственная энциклопедия, т. 1.
Ковальский В. В. 1968а. Геохимическая экология.— В кн. «Абиогенез и начальные стадии эволюции жизни». М., «Наука».
Ковальский В. В. 1969. Регионы биосферы — основа биогеохимического районирования.— Докл. ВАСХНИЛ, 8.
Ковальский В. В. 1971а. Регионы биосферы — основа биогеохимического районирования. Биосфера и ее ресурсы. М., «Наука».
Ковальский В. В. 1971б. Изменчивость обмена веществ у животных, вызываемая естественными химическими факторами среды.— Вестн. с. х. науки, 1.
Ковальский В. В. 1972. Биологическая роль йода.— В кн. «Биологическая роль йода». М., «Колос».
Ковальский В. В. 1973. Геохимическая экология. М., «Знание».
Ковальский В. В. 1974. Химическая среда, здоровье, болезни.— В кн. «Теория и методика географических исследований экологии человека». Ротапринт. Ин-т географии АН СССР. М.
Ковальский В. В., Андрианова Г. А. 1970. Микроэлементы в почвах СССР, М., «Наука».
Ковальский В. В., Ананичев А. В., Шахова И. К. 1965. Борная биогеохимическая провинция Северо-Западного Казахстана. Агрохимия, 11.
Ковальский В. В., Баранов В. И., Синельников В. Е. 1963. Проблемы биогеохимии в радиационной гигиене. Гигиена и санитария, 12.
Ковальский В. В., Блохина Р. И. 1963. Значение кобальта в возникновении эндемического увеличения щитовидной железы в условиях биогеохимической провинции, бедной йодом и кобальтом.— Пробл. эндокрин. и гормонотерапии, 12.
Ковальский В. В., Блохина Р. И. 1972. Геохимическая экология эндемического зоба. В кн.: Биологическая роль йода. М., «Колос».
Ковальский В. В., Блохина Р. И., Засорина Е. Ф., Никитина И. И. 1968. Стронциевые биогеохимические провинции Таджикистана.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 12.
Ковальский В. В., Боровик-Романова Т. Ф., Летунова С. В., Гинзбург Е. О. 1965. Некоторые данные о содержании микроэлементов в микроорганизмах. Микробиол., 34, вып. 3.
Ковальский В. В., Воротницкая И. Е. 1969. Роль меди и молибдена в регулировании свойств ксантиноксидазы и уратоксидазы.— Докл. АН СССР, 187, № 6.
Ковальский В. В. Блохина Р. И., Засорина Е. Ф. Никитина И. И. 1968. Стронциевые биогеохимические пищевые цепи в условиях Иссык-Кульской котловины.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 12.
Ковальский В. В., Воротницкая И. Е., Цой Г. Г. 1973. Адаптивные изменения ксанти-

ноксидазы молока и ее изоферменты при действии молибдена и меди.— Докл. АН СССР, **211**, вып. 2.
Ковальский В. В., Густун М. И. 1966а. Синтез йодированных соединений в щитовидной железе овец в различных условиях геохимической среды.— Докл. ВАСХНИЛ, № 6.
Ковальский В. В., Густун М. И. 1966б. Участие микроэлементов в биосинтезе гормонов щитовидной железы.— Вестн. с. х. науки, **3**.
Ковальский В. В., Дубинская А. В. 1970а. Действие марганца на активность фосфатаз эпифизарного хряща и образующейся кости.— Докл. ВАСХНИЛ, **1**.
Ковальский В. В., Дубинская А. В. 1970б. Роль марганца в процессе костеобразования у птицы.— Докл. ВАСХНИЛ, 6.
Ковальский В. В., Дубинская А. В. 1971. Некоторые особенности обмена в кости растущих цыплят при разном уровне марганца в рационе.— Докл. ВАСХНИЛ, **3**.
Ковальский В. В., Засорина Е. Ф. 1965. К биогеохимии стронция. Агрохимия, **4**.
Ковальский В. В., Ладан А. И., Струк М. И., Арнаутовский И. Д. 1972. К вопросу о потребности молодняка крупного рогатого скота в йоде в условиях Амурской области.— В кн. «Биологическая роль йода». М., «Колос».
Ковальский В. В., Карабач М. Л. 1972а. Поглощение бора бобовыми и злаковыми растениями в связи со спецификой корневых выделений. Вестник с. х. науки, **2**.
Ковальский В. В., Карабач М. Л. 1972б. Взаимодействие органических компонентов корневых выделений с бором в процессе поглощения его корневой системой растений.— Докл. ВАСХНИЛ, **1**.
Ковальский В. В., Крымова Р. В., Летунова С. В., Фарбетов В. Г. 1964. Искусственное изменение кобальтовых пищевых цепей в прудах и повышение синтеза мышечных белков у рыб.— Докл. ВАСХНИЛ, **7**.
Ковальский В. В., Крымова Р. В., Летунова С. В. 1967. Искусственное изменение кобальтовых пищевых цепей в рыбоводных прудах.— Изв. АН СССР, серия биол., **6**.
Ковальский В. В., Летунова С. В. 1959. Значение иловой микрофлоры в миграции кобальта и приспособление микроорганизмов к среде в биогеохимических провинциях с различным содержанием кобальта.— Доклады АН СССР, **126**, № 1.
Ковальский В. В., Летунова С. В. 1963. Адаптация иловой микрофлоры к искусственному повышению содержания кобальта в естественной среде обитания.— Микробиол., 32, вып. 5.
Ковальский В. В., Летунова С. В. 1964. Влияние кобальта на микроорганизмы и их приспособляемость к естественным концентрациям кобальта в среде.— Успехи соврем. биол., **57**, вып. 1.
Ковальский В. В., Летунова С. В. 1966а. Биогенная миграция кобальта в водоемах.— Геохимия, **12**.
Ковальский В. В., Летунова С. В. 1966б. Адаптация азотфиксирующих микроорганизмов к различному содержанию и соотношениям молибдена, ванадия и меди в почвах.— Агрохимия, **7**.
Ковальский В. В., Летунова С. В., Грибовская И. Ф. 1966. Накопление молибдена, ванадия и меди штаммами Azotobacter chroococcum.— Агрохимия, **9**.
Ковальский В. В., Летунова С. В., Грибовская И. Ф. 1967. Фиксация азота и поглощение молибдена штаммами Azotobacter chroococcum, обитающими в различных геохимических условиях.— Докл. АН СССР, **173**, № 1.
Ковальский В. В., Летунова С. В., Грибовская И. Ф. 1968. Содержание микроэлементов в Azotobacter chroococcum.— Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 6.
Ковальский В. В., Масляная М. К. 1964а. Медная недостаточность у злаков на торфяных почвах.— Агрохимия, № 4.
Ковальский В. В., Масляная М. К. 1964б. Эндемическое полегание злаков.— Агрохимия, **1**.
Ковальский В. В., Ноздрюхина Л. Р., Гринкевич Н. И., Грибовская И. Ф. 1973. Использование лекарственных препаратов, обогащенных микроэлементами, для профилактики и терапии ишемической болезни сердца.— В кн. «Современные аспекты сердечно-сосудистой патологии и болезни обмена веществ». М., «Наука».
Ковальский В. В., Петрунина Н. С. 1965. Геохимическая экология и эволюционная изменчивость растений.— В кн. «Проблемы геохимии». М., «Наука».
Ковальский В. В., Петрунина И. С. 1970. Картирование борной биогеохимической провинции Северо-Западного Казахстана.— Геохимия, **10**.
Ковальский В. В., Плетнева И. А. 1948. Биологические ритмы и суточный периодизм углеводной функции печени.— Труды Ин-та акушерства, 1. Изд-во АМН СССР.
Ковальский В. В., Раецкая Ю. И. 1960. Синтез витамина B_{12} в органах сельскохозяйственных животных в биогеохимических провинциях с различным содержанием кобальта.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, **11**.
Ковальский В. В., Раецкая Ю. И. 1955. Синтез витамина B_{12} в организме овец под влиянием кобальта и кальция в биогеохимической провинции, бедной кобальтом.— Докл. АН СССР, **100**, № 6.
Ковальский В. В., Риш М. А. 1970. Биологическая роль меди в организме животных.— В кн. «Биологическая роль меди». М., «Наука».
Ковальский В. В., Риш М. А. 1970. Биогеохимические провинции с недостатком меди.— В кн. «Биологическая роль меди». М., «Наука».

Ковальский В. В., Самарина И. А. 1960. Влияние избытка стронция на обмен Са-45 и Р-32 в костях.— Докл. АН СССР, **130**, № 6.
Ковальский В. В., Шахова И. К. 1962. Активность пищеварительных ферментов овец в условиях борной биогеохимической провинции Северо-Западного Казахстана.— Докл. АН СССР, **146**, № 4.
Ковальский В. В., Цой Г. Г., Воротницкая И. Е. 1973. Геохимическая экология адаптивных изменений ксантиноксидазы в условиях медных и молибденовых биогеохимических провинций. Докл. ВАСХНИЛ, № 6.
Ковальский В. В., Чебаевская В. С. 1949. Значение кобальта в питании романовской овцы. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 2.
Ковальский В. В., Чулкова З. С. 1951. Проницаемость эритроцитов для катионов.— Докл. АН СССР, **79**, № 5.
Ковальский В. В., Яровая Г. А., Шмавонян Д. М. 1961. Изменение пуринового обмена у человека и животных в условиях молибденовых биогеохимических провинций.— Журн. общ. биол., **3**.
Ковальский В. В., Яровая Г. А. 1966. Биогеохимические провинции, обогащенные молибденом.— Агрохимия, 8.
Ковда В. А. 1954. Геохимия пустынь СССР. М., Изд-во АН СССР.
Ковда В. А., Якушевская Н. В., Тюрюканов А. Н. 1959. Микроэлементы в почвах Советского Союза. Изд-во МГУ.
Казаченко А. И., Вартанян О. С., Гоникберг Э. М. 1971. Кинетические исследования роли молибдена в активном центре ксантиноксидазы.— Биохимия, **36**, вып. 1.
Коломийцева М. Г. 1961а. Содержание и соотношение некоторых микроэлементов (йода, кобальта, меди) в ткани нормальной и зобноизмененной щитовидной железы.— Пробл. эндокрин. и гормонотерапии, **7**, № 6.
Коломийцева М. Г. 1961б. Уровень содержания некоторых микроэлементов (йода, кобальта, фтора и меди) в местных пищевых продуктах Горного Алтая.— Вопр. питания, 6.
Коломийцева М. Г. 1963. Значение микроэлементов в этиологии эндемического зоба при ведущей роли йодной недостаточности.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев.
Коломийцева М. Г., Неймарк И. И. 1963. Зоб и его профилактика. М., Медгиз.
Колосов И. И. 1962. Поглотительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР.
Конова И. В., Борисова А. И. 1961. Образование витамина B_{12} Act. olivaceus на синтетической среде.— Микробиол., **30**, № 1.
Кравченко Л. Ф. 1961. Уровская болезнь, ее предупреждение и лечение, Чита.
Кравченко Л. Ф. 1965. Болезнь Кашина-Бека. Автореф. канд. дисс., Ростов-н-Д.
Красильников Н. А. 1967. Роль микроорганизмов в миграции естественно-радиоактивных элементов в породах и почвах.— Изв. АН СССР, серия биол., № 5.
Красильников Н. А., Дробков А. А., Широков О. Г. 1958. Аккумуляция естественно-радиоактивных элементов почвенными микроорганизмами. Докл. АН СССР, **120**, № 5.
Крауклис А. А., Михеев В. С. 1965. Ландшафтные карты, их содержание, назначение и структура.— В кн. «Картографические методы комплексных географических исследований». Иркутск, Вост.-Сиб. книжн. изд-во.
Крылов А. Я. 1958. Радиоактивность различных комплексов пород хребта Терской Ала-Тау.— Геохимия, **3**.
Крылова Н. Б. 1964. Роль микроэлементов в азотфиксации.— Изв. АН СССР, серия биол., **5**.
Лазаревич П. В. 1960. Исследование медной недостаточности у овец в связи с энзоотической атаксией. Автореф. докт. дисс. Махачкала.
Ламкин С. И. 1959. Эндемический зоб сельскохозяйственных животных Бурятской АССР и меры борьбы с ним. Улан-Удэ.
Лебедев А. Д., Авцын А. П. 1965. Задачи медицинской географии и географической патологии.— В кн. «Методы медико-географических исследований». Моск. филиал географ. об-ва Союза ССР, М.
Леонова Л. Л., Гаврилин Р. Д., Багреев В. В. 1961. Поведение урана и тория в интрузивном комплексе повышенной щелочности (на примере массива Кзыл-Омпул).— Геохимия, **12**.
Леонова Л. Л., Погиблова Л. С. 1961. Уран в минералах пород интрузии гор Кзыл-Омпул.— Геохимия, **10**.
Летунова С. В. 1959. Влияние кобальта на образование витамина B_{12} и рост микроорганизмов.— В кн. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине». Рига.
Летунова С. В. 1970. Геохимическая экология микроорганизмов при различном содержании бора в почвах и иловых отложениях.— Агрохимия, **6**.
Летунова С. В., Ковальский В. В., Ермаков В. В. 1968. Геохимическая экология почвенной микрофлоры в условиях различного содержания селена в естественной среде обитания.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, **12**.
Летунова С. В., Ковальский В. В., Романова С. Н. 1970. Геохимическая экология микроорганизмов в условиях различного содержания урана в илах.— Журн. общ. биол., **31**, № 1.

Летунова С. В., Ковальский В. В. 1971. Геохимическая экология микроорганизмов при различном содержании микроэлементов в почвах и илах.— Научн. докл. высш. школы, серия Биол. науки, 4.
Леонтьев Л. Н. 1956. Краткий геологический очерк Тувы.— Труды Компл. эксп. АН СССР, 4.
Ленец И. А., Тутушин М. И. 1964. Экспериментальный селеновый токсикоз.— Ветерин., 1.
Лиодт Г. Н. 1948. Картоведение. М., Учпедгиз.
Ловцов С. П. 1870. Медико-топографический сборник, т. 1. СПб.
Макеев О. В. 1967. Биогеохимия и агрохимия микроэлементов в Сибири и на Дальнем Востоке.— В кн. «Микроэлементы в биосфере». Улан-Удэ.
Макино Ито. 1957. Болезнь капусты (Brassica pekinensis), вызываемая недостатком бора.— Реф. журн. Биол., 5 (№ 17828).
Максимович Г. А. 1955. Химическая география вод суши. М., Географгиз.
Малашкайте Б. С. 1957. Влияние кобальта на морфологическую структуру щитовидной железы у животных.— Серия библ. передовиков с. хоз-ва. Вильнюс.
Малашкина Н. С. 1960. Об измененной форме мака крупнокоробочного в районе биогеохимической провинции, обогащенной свинцом и цинком. Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 11.
Малинина В. С. 1949. Некоторые данные о составе пищевых продуктов в районе распространения уровской эндемии.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 9.
Малюга Д. П. 1950. О биогеохимических провинциях на Южном Урале. Докл. АН СССР, 70, № 3.
Малюга Д. П. 1958. Опыт биогеохимических поисков молибдена в Армении.— Геохимия, 3.
Малюга Д. П. 1963. Биогеохимический метод поисков рудных месторождений. М., Изд-во АН СССР.
Малюга Д. П., Макарова А. И., Малашкина Н. С. 1959. Биогеохимические исследования в Каджаране Армянской ССР.— Геохимия, 5.
Мамедзаде А. Х. 1967. Влияние различных доз йода и кобальта на рост, развитие и обмен веществ молодняка буйволов в послемолочный период. Автореф. канд. дисс., Баку.
Матуашвили С. И. 1947. О влиянии бора и молибдена на морфологию и физиологические свойства Az. chroococcum. Микробиол., 16, вып. 1.
Мелкумова Т. М., Газаичян Ж. М. 1964. Влияние микроэлементов на активность и вирулентность клубеньковых бактерий люцерны.— Докл. АН Азерб.ССР, 20, № 2.
Мацелюх Б. П. 1963. Трансформация у актиномицетов с помощью ДНК. Автореф. канд. дисс. Киев.
Мещенко В. М. 1964. Изучение географического распространения биогеохимических эндемий.— В кн. «Медицинская география». Иркутск.
Мещенко В. М. 1968. Биогеохимическая ситуация в Сибири и на Дальнем Востоке и эндемические заболевания человека.— В кн. «Географические аспекты некоторых эндемических болезней в Сибири и на Дальнем Востоке». Л., «Наука».
Мещенко В. М., Алексик В. И., Межвинская Э. А. 1959. Йод, бром, фтор и кобальт в питьевых водах Закарпатской области. Гигиена и санитария, 2.
Мещенко В. М., Алексик В. И., Котелянская Л. И. 1959. Содержание некоторых микроэлементов в пищевых рационах населения Закарпатья в связи с зобной эндемией.— Сб. научн. работ Львовского мед. ин-та, 17.
Мещенко В. М., Котелянская Л. И. 1963. Содержание фтора, хлора, марганца, брома, йода, железа и кобальта в объектах внешней среды Закарпатской области.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев.
Мещенко В. М., Симонович В. К. 1968. Опыт медико-географического картографирования ситуации, влияющей на развитие биогеохимических эндемий в Забайкалье.— В кн. «Принципы и методы медико-географ. картографирования». Иркутск.
Мишустин Е. Н. 1947. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Мишустин Е. Н., Крылова Н. Б. 1965. Потребность в молибдене свободноживущих азотфиксирующих бактерий.— Микробиол., 34, вып. 4.
Мишустин Е. Н. 1966. Географический фактор, почвенные типы и их микробное население.— В кн. «Микрофлора почв северной и средней части СССР». М., «Наука».
Музафаров К. Ф., Калашников П. С., Муромцева К. Б. 1956. К вопросу об энзоотической атаксии ягнят.— Труды Ставроп. с. х. ин-та, 7.
Наместникова В. И. 1960. Влияние солей марганца на некоторые процессы метаболизма Penicillum chrysogenum — штамм новый гибрид (бежевый).— Труды Ленингр. хим.-фармац. ин-та, 9.
Наумов Г. Б. 1961. Некоторые физико-химические особенности поведения урана в гидротермальных растворах.— Геохимия, 2.
Наумов Г. Б., Коченов А. В., Герасимовский В. И., Германов А. И. 1963. Уран в осадочных породах.— В кн. «Основные черты геохимии урана». М., Изд-во АН СССР.
Наумов Н. П. 1963. Экология животных. М., «Высшая школа».

Наумов Н. П. 1973. Теоретические основы и принципы экологии.— В кн. «Современные проблемы экологии» (доклады). Изд-во МГУ.
Недина Н. С. 1964. Влияние кобальтовой подкормки прудов на рост и пищевые качества карпа.— Докл. ВАСХНИЛ, **12**.
Несветайлова Н. Г. 1955. Геоботанические исследования при поисках рудных месторождений.— Труды ВАГТа, вып. 1.
Несветайлова Н. Г. 1970. Поиски руд по растениям. М., «Недра».
Никитин Д. И., Васильева Л. В., Лохмачева Р. А. 1966. Новые и редкие формы почвенных микроорганизмов. М., «Наука».
Никишов Н. И. 1957. Сельскохозяйственные карты и атласы. М.
Никишов Н. И. 1959. Составление и редактирование сельскохозяйственных карт и атласов.— Труды ЦНИИГАиК, **130**.
Николаев О. В. 1932. Этиология эндемического зоба.— Вестн. эндокрин., **3**, № 6.
Николаев С. В. 1955. Эндемический зоб. М., Медгиз.
Николаев О. В., Лебедева П. С. 1935. Влияние калия и кальция на щитовидную железу.— В сб. «Эндемический зоб на Урале», 2.
Новиков Ю. В., Резанов И. И. 1962. К вопросу о содержании урана в питьевой воде грунтового происхождения и выделении его с мочой и калом.— Гигиена и санитария, **10**.
Новикова Е. П. 1963а. Влияние кобальта на морфологическое строение щитовидных желез белых крыс с различным содержанием йода в диете.— Пробл. эндокрин. и гормонотерапии, **3**.
Новикова Е. П. 1963б. Влияние кобальта на содержание йода в щитовидных железах крыс при разных уровнях его в диете.— Вопр. питания, **2**.
Новикова Е. П. 1964. Содержание кобальта в пищевых продуктах местностей эндемических по зобу.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Ивано-Франковск. мед. ин-т.
Ньюман У. 1951. Распределение и выделение урана.— В кн. «Фармакология и токсикология урановых соединений», 2. М., ИЛ.
Ньюман У., Ньюман М. 1961. Минеральный обмен кости. М., ИЛ.
Носин В. А. 1963. Почвы Тувы. М., Изд-во АН СССР.
Одум Е. 1968. Экология. М., «Просвещение».
Одынец Р. Н. 1969. Потребность сельскохозяйственных животных и птиц в микроэлементах и пути ее удовлетворения. Сб.: Микроэлементы в животноводстве и растениеводстве, вып. 8. Фрунзе, «Илим».
Олль Ю. К. 1967. Минеральное питание животных в различных природнохозяйственных условиях. Л., «Колос».
Острогалов А. И. 1968. Распространение эндемического зоба в долине среднего течения реки Зея.— В кн. «Географические аспекты некоторых эндемических болезней в Сибири и на Д. Востоке». Л., «Наука».
Парийская А. Н. 1967. О связи состояния компетентности у Bacillus subtillis с определенной фазой роста культуры.— Микробиол., **36**, 2.
Пейве Я. В. 1956. Обсуждение проблемы микроэлементов на Международных конгрессах в Белграде и Париже.— Изв. АН Латв.ССР, **11**.
Пейве Я. В. 1963. Руководство по применению микроудобрений. М., «Колос».
Пейве Я. В. 1971. Микроэлементы и биологическая фиксация азота.— XXXI Тимирязевск. чтения. М., «Наука».
Пейве Я. В., Крауя А. Е. 1957. Действие бора, цинка и магния на динамику окислительно-восстановительных ферментов в растениях.— Изв. АН Латв.ССР, **9**.
Пейве Я. В. 1958. Почвенные условия и эффективность применения микроудобрений.— В кн. «Микроэлементы в растениеводстве». Рига.
Пейве Я. В. 1960. Микроэлементы (кобальт, медь, цинк, молибден) в почвах Латвийской ССР.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, **12**.
Перельман А. М. 1961. Геохимия ландшафта. М., Географгиз.
Перельман А. М. 1964. Карта «Геохимические ландшафты». Физико-географический атлас мира. Изд. АН СССР и ГУГк ГГК СССР. М.
Перфильев Б. В., Габе Д. Р. 1961. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Петербургский А. В. 1959. Обменное поглощение в почве и усвоение растениями питательных веществ. М., «Высшая школа».
Петров И. С. 1968. Медико-географический анализ биогеохимических условий Иркутской области в связи с зобной эндемией.— В кн. «Географические аспекты некоторых эндемических болезней в Сибири и на Д. Востоке». Л., «Наука».
Петров И. С., Алябьев Г. А., Дмитриченко М. М. 1966. Содержание йода, марганца и кобальта в щитовидной железе и крови при различных формах зоба у местных и приезжих жителей Иркутской области.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», т. 2. Улан-Удэ.
Пиклак Э. Г. 1970. Подагра. М., «Медицина».
Пинус Г. В. 1961. Нижнекембрийский вулканизм Тувы. Труды ИГиГ СО АН СССР, **7**.
Плотников К. И. 1962. Летние желудочно-кишечные и легочные заболевания ягнят в Кулундийской степи, терапия, профилактика их. Автореф. докт. дисс. Новосибирск.

Полыковский М. Д., Яковлев С. А. 1952. Энзоотическая атаксия ягнят. Ветерин., 9.
Полынов Г. Г. 1946. Геохимические ландшафты. Вопр. минерал., геохим. и петрографии. М., Изд-во АН СССР.
Пояркова Е. Н. 1961. К растительности гранитных обнажений по р. Кальмиус в Сталинской обл.— Уч. зап. Харьковск. гос. ун-та, 112, вып. 30.
Прасолов Л. И. 1939. Генетические типы почв и почвенные области Европейской части СССР. Почвы СССР, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
Приедитис А. 1963. Эффективность и методы применения микроэлементов, антибиотиков и витаминов в прудовом рыбоводстве Латвийской ССР.— Изв. АН Латв.ССР, 12.
Прехтель Л. В. 1966. Влияние йодосодержащих удобрений на накопление йода в картофеле.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», т. 2. Улан-Удэ.
Прозоров А. А. 1966. Генетическая трансформация у микроорганизмов. М., «Наука».
Ратнер Е. И. 1958. Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. М., Изд-во АН СССР.
Рекомендации по минеральному питанию сельскохозяйственных животных. 1972. М., «Колос».
Рехарский В. И., Крутецкая О. В. 1961. Уран в породах юго-западных отрогов северного Тянь-Шаня.— Изв. АН СССР, серия геол., 7.
Ризаев З. Н. 1966. Влияние микроэлементов йода и марганца на синтез гормонов щитовидной железы каракульских овец. Автореф. канд. дисс. М.
Риш М. А. 1964. Биогеохимические провинции Западного Узбекистана. Автор. докт. дисс., Самарканд.
Риш М. А., Щербакова Л. И. 1965. Биохимические механизмы медной недостаточности. Докл. ВАСХНИЛ, 2.
Рожкова Е. В., Разумная Е. Г., Серебрякова М. Б., Щербак О. В. 1959. Роль сорбции в концентрации урана в осадочных породах.— Труды Второй Межд. конф. по мирному использ. атомной энергии, 3. М., Атомиздат.
Рахлин Д. Г. 1965. Болезни древних людей. М.— Л., «Наука».
Русанов А. К., Алексеева В. М., Хитров В. Г. 1960. Количественное спектральное определение редких и рассеянных элементов. М., Госгеолтехиздат.
Савина П. Н. 1966. Влияние меди на развитие эндемического зоба.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», т. 2. Улан-Удэ.
Савина П. Н. 1967. Содержание меди в крови и щитовидной железе больных различными формами эндемического зоба. М.
Савченко П. С. 1961. Роль кальция в эндемической зобной болезни.— Труды научн. конф. по проблеме «Зобная болезнь». Харьков.
Салищев К. А. 1947. О комплексном картографировании СССР.— В кн. «Второй Всесоюзный геогр. съезд. 25—31 января 1947 г. Тезисы докладов по секц. матем. географии и картографии». М., «Наука».
Самарина И. А. 1960. Уровская биогеохимическая провинция Амурской области.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 11.
Самойлов Я. В. 1914. К вопросу о генезисе некоторых минералов осадочных пород. О целестине Туркестана.— В сб. в честь 25-летия научной деятельности В. И. Вернадского.
Самылина И. А. 1968. Изучение кумаринов некоторых отдельных представителей семейства бобовых. Автореф. канд. дисс., М.
Сапожников Д. И. 1937. О замене серы селеном в фоторедукции угольной кислоты серпопурпурными бактериями.— Микробиол., 6, № 5.
Сборник научных работ Казанского мед. ин-та. 1957. Гигиена, вып. 1. Казань.
Селиванов Л. С. 1946. Геохимия и биогеохимия рассеянного брома.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, 8.
Сергиевский Ф. П. 1952. Уровская Кашина-Бека болезнь. Чита.
Слесарева Е. Н. 1961. Обмен стронция и бария и значение этих элементов для костной ткани сельскохозяйственных животных.— Изв. ТСХА, 6 (43).
Слоним А. А. 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Сидельникова В. Д. 1966. Некоторые вопросы водной миграции селена в пустынях.— В кн. «Очерки геохимии эндогенных и гипергенных процессов». М., «Наука».
Синдеева Н. Д. 1959. Минералогия, типы месторождений и основные черты геохимии селена и теллура. М., Изд-во АН СССР.
Симонович В. К. 1968. Некоторые методические вопросы картирования биогеохимических эндемий.— В кн. «Географические аспекты некоторых эндемических болезней в Сибири и на Дальнем Востоке». Л., «Наука».
Синягин И. И. 1946. Микроэлементы в почвах сероземной зоны.— В сб. «Проблемы современного почвоведения», вып. 14.
Собко М. Я., Казаков С. Б. 1959. Исследования минерального состава почвы зобных и незобных районов Львовской области. Сб. научных работ, 17, Львов.
Соколова А. И., Хромова В. В. 1961. Некоторые результаты биогеохимических поисков.— Труды Свердловск. геол. ин-та, 40.

Сорокина А. И., Павлюченкова Э. Г. 1963. Содержание хрома в щитовидных железах при различных формах зоба.— В сб. «Вопросы эндемического зоба и тиреотоксикоза в Прибайкальском эндемическом очаге». Рига.

Сочава В. Т. 1956. Принципы физико-географического районирования.— В кн. «Вопросы географии. Сб. статей для XVIII Междунар. географ. конгресса». М.— Л., «Наука».

Сочава В. Т. 1965. Сопряженное тематическое картографирование при комплексных географических исследованиях.— В кн. Картографические методы комплексных географических исследований. Иркутск, Вост.-Сиб. книжн. изд-во.

Старик И. Е., Николаев Д. С., Старик Ф. Е., Меликова О. С. 1958. Содержание урана в природных водах СССР.— Труды Радиевого ин-та АН СССР, 8.

Старик И. Е., Николаев Д. С., Кузнецов Ю. В., Легин В. К. 1961. Соотношение радиоактивности осадков Азовского и Черного морей.— Докл. АН СССР, **139**, № 2.

Сторожева М. М. 1954. Тератологические изменения у анемоны (Pulsatilla patents (L) Mill) в условиях никелевого рудного поля.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, **10**.

Сурикова Е. И., Попова Л. А. 1957. Образование витамина B_{12} культурами актиномицетов — продуцентов антибиотиков.— Микробиол., **26**, вып. 4.

Суховерхов Ф. М., Крымова Р. В., Фарберов В. Г. 1963. Влияние кобальта на рост и гематологические показатели карпа. Рыбн. хоз-во, 8.

Тертышный В. Г. 1963. Влияние бора на азотистый обмен у овец. Автореф. канд. дисс., Белая Церковь.

Тимофеев-Ресовский И. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. 1973. Очерк учения о популяции. М., «Наука».

Точилин В. И. 1968. Географическое распространение очагов эндемического зоба в некоторых районах Амурской области.— В кн. «Геохимические аспекты некоторых эндемических болезней в Сибири и на Д. Востоке». Л.

Туракулов Я. Х. 1963. Биохимия и патохимия щитовидной железы. Ташкент.

Турецкая Э. С. 1959. Некоторые новые данные о содержании и балансе йода и брома в организме животных в связи с эндемией зобной болезни. Сб. научных работ Львов. мед. ин-та, **17**.

Турецкая Э. С. 1966. Изучение влияния йода и брома на щитовидную железу в эксперименте. Сб. Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Улан-Удэ.

Турмамбетов С. Д., Качекова Н. Б. 1966. Влияние некоторых микроэлементов на функциональную морфологию щитовидной железы у овец районов зобной эндемии Киргизии. Сб. Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Улан-Удэ.

Упитис В. В., Пакалне Дз. С. 1970. Медь в культурах микроорганизмов.— В сб. «Биологическая роль меди», М., «Наука».

Федоров М. В. 1952. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Изд-во АН СССР.

Федоров А. А. 1958. Тератология и формообразование у растений.— Комаровские чтения, **11**. Л., Изд-во АН СССР.

Ферсман А. Е. 1931. Геохимические проблемы Союза. Очерк 1.

Ферсман А. Е. 1955. Избранные труды. Т. 3. М., Изд-во АН СССР.

Ферсман А. Е. 1958. Периодический закон Менделеева в геохимии. Избр. труды. Т. 4. М., Изд-во АН СССР.

Фомина Л. С., Махлин Я. С., Шлыгин Г. К. 1952. Методы определения фосфатазы кишечника.— Биохимия, **17**, № 2.

Фролова Л. К. 1959. Некоторые вопросы влияния неорганического кобальта на рост и обмен веществ молоди карпа.— Инф. сб. ВНИРО, № 5.

Хакимова А. М. 1957. Естественное содержание кобальта в почве и пищевых продуктах ТАССР, МАССР.— В сб. научн. работ Казан. мед. ин-та, 1. Гигиена.

Хакимова А. М., Тазетдинова С. Г. 1963. Содержание кобальта и марганца в почве и пищевых продуктах в Балтасинском районе Татарии в связи с эндемическим зобом.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев.

Хоботьев В. Г. 1960. Некоторые материалы к характеристике уровских биогеохимических провинций.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, **11**.

Хоботьев В. Г. 1962. Кальциево-стронциевая провинция Восточного Забайкалья. Автореф. канд. дисс. М.

Хочкис Р. 1960. Количественные критерии генетической трансформации бактерий.— В сб. «Химические основы наследственности». М., ИЛ.

Чепуров К. П., Черкасова А. В., Акулов Н. М., Островский И. Н., Мартынюк Д. Ф. 1955. Уровская болезнь. Благовещенск, Амурское книж. изд-во.

Читаева Н. А. 1965. Распределение селена и теллура в зоне окисления медно-колчеданных месторождений Южного Урала.— Геохимия, 9.

Шавловский Г. М., Чистякова В. С. 1956. О влиянии железа на биосинтез рибофлавина (витамина B_2) дрожжами Candida guilliermohdii.— Докл. АН СССР. **3**, № 4.

Шалаев Ф. Т. 1960. Содержание хрома, марганца, кобальта и стронция в почвах Чуйской, Таласской и Иссык-Кульской долин в связи с этиологией эндемического зоба.— Изв. АН Кирг.ССР, серия биол., 2, вып. 6.
Шалаев Ф. Т. 1963. Содержание в почвах и продуктах некоторых районов Северной Киргизии и их роль в зобной эндемии.— Изв. АН Кирг. ССР, сер. биол., 5, вып. 3.
Шапошников В. Н., Конова И. В., Лисенкова Л. Л. 1963. О возможности использования ацетоно-бутиловой барды для получения витамина B_{12} с Act. olivaceus.— Микробиол., **31**, вып. 4.
Шапошников В. Н., Финогенова Т. В. 1963. О биосинтезе витамина B_{12} и свободных порфиринов культурой Nocardia erythropolis.— Микробиол., **32**, № 3.
Шапошников В. Н., Финогенова Т. В. 1964. Влияние концентрации железа на синтез флавинов Nocardia erythropolis. Докл. АН СССР, 156, № 3.
Шаркевич И. К. 1956. Влияние кобальта на функциональное состояние щитовидной железы. Пробл. эндокрин. и гормонотерапии, **2**, № 3.
Шварц С. С. 1973. Теоретические основы и принципы экологии.— В кн. «Современные проблемы экологии». Изд-во МГУ.
Шварц С. С. 1969. Эволюционная экология животных. Свердловск.
Швыряева А. М., Малашкина Н. С. 1960. Морфологические изменения и заболевания растений в борной биогеохимической провинции.— Труды Биогеохим. лабор. АН СССР, **11**.
Шергин Н. П. 1957. Влияние кобальта на обмен витамина B_{12} у свиней и баранов.— Труды Всес. ин-та животноводства, **22**.
Школьник М. Я. 1939. Роль и значение бора и других микроэлементов в жизни растений. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Школьник М. Я., Маевская А. Н., Стеклова М. М., Давыдова В. Н. 1961. Морфологические изменения у растений при недостатке бора.— В сб. «Морфогенез растений». Т. 2, Изд-во МГУ.
Школьник М. Я., Маевская А. Н. 1962. К вопросу о механизме действия бора на биосинтез нуклеиновых кислот.— Докл. АН СССР, **145**, № 1.
Школьник М. Я., Макарова Н. А. 1949. Об антагонизме бора и меди.— Докл. АН СССР, **68**.
Школьник М. Я., Макарова Н. А. 1958. Значение микроэлементов в условиях сухого земледелия на черноземных почвах и их влияние на физиологические процессы.— Труды БИН АН СССР, серия 4, вып. 12.
Школьник М. Я., Макарова Н. А., Стеклова М. М. 1947. Влияние микроэлементов на углеводный обмен растений.— Бот. журн., **32**.
Школьник М. Я., Смирнов Ю. С. 1974. О важнейших молекулярно-биохимических механизмах тератологических изменений у растений, встречающихся в биогеохимических провинциях с избытком и недостатком микроэлементов.— В кн. «Микроэлементы в биогеохимии, растениеводстве, животноводстве и медицине». М., «Наука».
Школьник М. Я., Стеклова М. М. 1956. Влияние макро- и микроэлементов на прохождение стадии яровизации у озимых.— В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига.
Школьник М. Я., Соловьева Е. А. 1961. О физиологической роли бора.— Бот. журн., **16**.
Шлыгин Т. К. 1950. Об изменении количества энтерокиназы.— Биохимия, **15**, № 6.
Шостко В. М. 1959. Содержание кобальта, никеля, меди и цинка в крови щитовидной железе при эндемическом зобе и тиреотоксикозе. Автореф. канд. дисс. Минск.
Шошин А. А. 1962. Основы медицинской географии. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Штенберг А. И. и др. 1961. Роль кобальта в развитии экспериментального зоба при оптимальном питании на фоне разной йодной обеспеченности.— Тезисы докл. итогов ин-та им. Ф. Ф. Эрисмана, М.
Цуй Чжен, У Чжаомин, Ху Чжи-а. 1964. Действие цинка и азота на рост и синтез аминокислот у Asp. niger (перев. с кит.) Acta phytophysiol. sinica, 1, Suppl.
Шукарев С. А. 1971. Периодическая система Д. И. Менделеева и современная химия.— В кн.: «Периодический закон и строение атома». М., Атомиздат.
Эюбов И. З. 1966. Энзоотическая атаксия ягнят в Азербайджане.— Труды Азерб. н.-и. ветерин. ин-та, **20**.
Эйзенбад М., Квигли Дж. 1958. Промышленная гигиена процесса переработки урана. Матер. Межд. конф. по мирному использ. атомной энергии, **13**. М., ИЛ.
Эндемические болезни животных. 1968. Под ред. А. М. Колосова. М., «Колос».
Ягодин Б. А. 1968. Биохимическая роль кобальта в жизни растений. Автореф. докт. дисс. М.
Яковлева В. В. 1952. О роли бора в углеводном обмене растений.— В сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М.
Яковлева В. В. 1955. О физиологической роли бора в растениях. В сб. «О питании растений». М., Сельхозгиз.
Agarvala S. C., Kumar A. 1962. The effect of heavy metal and bicarbonate excess on sunflower plants grown in sand culture with special reference to catalase and peroxidase.— J. Indian Bot. Soc., v. 41, N 1.

Allcroft R. 1946. Hypocupremia in cattle.— Nature, v. 158, N 1 4022, 796.
Anderson A. J. 1952. The significance of sulphur deficiency in Australian soils.— J. Austral. Inst. Agric. Sci., v. 18.
Andrews E. D., Grant A. B., Stephenson R. J. 1964. Weight responses of sheep to cobalt and selenium in relation to vitamin B_{12} and selenium concentrations in liver and kidney — N. Z. J. Agric., v. 7, N 1.
Arrington L. R., Davis C. K. 1953. Molybdenum toxicity in the rabbit.— J. Nutr., 51.
Barber C. 1935. Etude comparative entre le taux et la composition des cendress d'une espece microbienne et sa virulence.— Compt. rend. Soc. biol., **118**, 1655.
Barlow R. M. 1963. Histochemical localisation of cytochrome oxidase activity in the central nervous system.— J. Compar. Pathol. and Therap., **73**, 1.
Baumeister W., Burghardt H. 1956. Über den Einfluss des Zinks bei Silene inflata Smith.— Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 69, N 4.
Bayer E., Voelter W. 1966. Prepratation of iron-free active xanthine oxidase.— Biochim. et biophys. acta, v. 113.
Becking J. H. 1961. Studies on nitrogen-fixing bacteria of the genus Beijerinckia. I. Geographical and ecological distribution in soils.— Plant and Soil, v. 14, N 1.
Becking J. H. 1962. Species differences in molybdenum und vanadium requirements and combined nitrogen utilization by Azotobacteriaceae.— Plant and Soil, 16, N 2.
Benzian B., Warren R. G., 1956. Cooper deficiency in Sitka spruce seedlings.— Nature, v. 178, N 4538.
Bersin T., Berger S. 1948. Über Substrathemmungen bei der tryptischen und peptischen Proteolyse.— Z. Physiol. Chem., Bd. 283, N 1.
Bertrand D. 1966. Vanadium et Aspergillus niger.— C. r. Acad. sci., t. 262, N 22.
Bertrand G., Silberstein L. 1958. Relation entre les espéces végétales et leur teneur en manganese.— C. r. Acad. sci., D, t. 246, N 3.
Bertrand D., Wolf A. 1961. Nécessité de l'oligoélément zinc pour la synthése des acides nucleiques chez l'Aspergillus niger.— C. r. Acad. sci., D, t. 252, N 17.
Bertrand D., Wolf A. 1962. Influence du fer et du manganèse comme oligoelements sur la synthése de l'aconitase chez l'Aspergillus niger.— C. r. Acad. sci., D, t. 254, N 25.
Blau M., Manske R. F., Bender M. A. 1962. Clinical experience with Se-75 selenomethionine. J. Nucl. Med., v. 3, N 3, 102.
Bollard E. G. 1953. Zinc deficiency in peaches and nectarines.— N. Z. J. Sci. and Technol., Sec. A, v. 35, N 1.
Bortels H. 1930. Molybdän als Katalisator bei der biologischen Stikstoffbindung.— Arch. Mikrobiol., 1.
Bortels H. 1936. Weitere Untersuchungen über die Bedeutung von Molybdän, Vanadium, Wolfram und anderen Erdschenstoff für stickstoffbindende und andere Mikroorganismen.— Z. Bakteriol., Abt. II, N 95.
Bould C., Nicholas J. D., Tolhurst J. A. H., Potter J. M. S. 1953a. Zinc deficiency of fruit trees in Great Britain.— J. Horticult. Sci., 28, N 4.
Bould C., Nicholas J. D., Tolhurst J. A. H., Potter J. M. S. 1953. Cooper deficiency of fruit trees in Great Britain.— J. Horticult. Sci., **28**, N 4.
Bowen H. J. M. 1966. Trace elements in biochemistry. London, N. Y., Acad. Press.
Bradley H. C. 1910. Manganese of the tissues of lower animals.— J. Biol. Chem., VIII.
Bradshaw A. D. 1952. Populations of Agrostis tenuis resistant to lead and zinc poisoning.— Nature, v. 169, **28**.
Branas J., Bernon G. 1956. La carence de bore dans les vignobles francais. Progr. agric. et vitric., 146, N 43—44.
Brandenburg E. 1953. Über Molybdänmangel an Blumenkohl.— Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 66.
Brenner W. 1916. Zuchtungsversuche einiger in Schlamm lebender Bakterien auf selenhaltigen Nährboden.— Jahrb. wiss. Bot., Bd. 57.
Britton J. W., Gess H. 1946. Chronic molybdenum poisoning in cattle.— J. Amer. Veterin. Med. Assoc., v. 108, N 828.
Brocher-Mortensen K. 1958. Cout. Ann. Rheumatic Diseases, **17**, N 1, 1—8.
Brooks R. R. 1972. Geobotany and biogeochemistry in mineral explotation. N. Y. Evanston, San Francisco, London.
Burk D., Horner C. 1935. The specific catalytic role of molybdenum and vanadium in nitrogen fixation and amid utilization by Azotobacter.— Trans. 3 Internat. Congr. Soil Sci., v. 1.
Burton V., Keeler R., Swingle K., Joung S. 1962. Nutritional muscular dystrophy in lambs — selenium analysis of material, fetal and juventile tissues.— Amer. J. Veterin Res., v. 23, N 96.
Burton M. O., Lochhead A. G. 1951. Studies on the production of vitamin B_{12}-active substances by microorganisms.— Canad. J. Bot., v. 29, N 4.
Byers H. G. 1937. Selenium in Mexico.— Industr. and Enging Chem. (Industr. Ed), v. 29, N 10.
Cauer H. 1932. Über das Iod der Luft. Chemismus. Transport und bioklimatische Bedeutung. Mittelrheinische Studienges. Klimatologie und Balneologie, 8, 135.
Cauer H. 1939. Schwankungen der Jodmenge der Luft in Mitteleuropa, deren Ursache und deren Bedeutung für den iodgehalt unserer Nahrung.— Beihefte angew. Chem., N 34.

Chandler W. H., Hoagland D. R., Hihard P. L. 1932. Zittle-leaf or rosette of fruit trees.— Amer. Soc. Horticult. Sci. Proc., v. 29.
Chapman H. D. 1968. Diagnostic criteria for plants and soils. Univ. Calif. Div. Agric. Sci.
Chemical ecology. 1970. E. Sondheimer, A. J. B. Simeone. (Ed.). N. Y.
Cunningham F. J. 1954. Molybdenum and animal health in New Zealand. N. Z., Veterin. J., v. 20.
Darken M. A. 1953. Production of vitamin B_{12} by microorganisms and its occurrence in plant tissue.— Bot. Rev., 19, N 2, 99.
Davis G. K. 1950. The influence of copper on the metabolist of phosphorus and molybdenum.— Sympos. on Copper Metabolism. Mc Elroy and Class (Eds). Baltimore, Johns Horkins Press.
De Kock P. C. 1956. Heavy metal toxicity and iron chlorosis.— Ann. Bot., v. 20, N 77.
De Renzo L. C. et al. 1953. The nature of the xanthine oxidase factor.— J. Amer. Chem. Soc., v. 75, N 3, 753.
De Renzo L. C. 1956. Chemistry and biochemistry of xanthine oxidase. Advances in Enzymol., v. 17.
Dinger K. 1930. Ueber die Herkunft des Strontiums in den Schichten des unteren Muschelkalks und des Röt in der Umgebung von Jena.— Chem. Erde, Bd. 4.
Doharey A. K., Roy A. D. 1967. Effect of trace-elements on asymbiotic nitrogen fixation by Azotobacter chroococcum in culture solution inoculated with different calcareous soils.— Indian J. Agric. Sci., v. 37, N 5.
Duvigneaud P. 1959. Plantes «cobaltophytes» dans le Haut-Katanga.— Bull. Soc. roy. bot. Belg., 91, N 2.
Edelman C. H. 1939. De voovzienig van de planten met borium en net cyclische Zaut.— Landbouwkund. tijdschr., v. 51.
Enary T. M., Kauppinen V. 1961. Interaction of cobalt and iron in the riboflavin production of Candida guilliermondii.— Acta chem. scand., 15, N 7.
Erecman S. K. 1969. Odor and the environment.— Ann. N. Y. Acad. Sci., N 1.
Falcone G., Nickerson W. I. 1963. Reduction of selenite by intact yeast cells and cell free preparations.— J. Bacteriol., v. 85, N 4.
Ferguson W. S., Lewis A. H., Watson S. K. 1943. The teart pastures of Somerset. The cause and cure of teartness.— J. Agric. Sci., 33.
Ferguson W. S. 1944. «Teart» of Somerset: a molybdenosis of farm animals.— Proc. Nutr. Soc. (Engl. and Scot.), 1, N 3—4.
Fleming G. A., Walsh T. 1957. Selenium occurrence in certain Irish soils and its toxis effect at animals.— Proc. Roy. Irish Acad., 58, N 7.
Flohe Z., Günzler W. A., Schoch H. H. 1973. Glutathione peroxidase. Selenoenzyme. FEBS Zetters, 32 (1).
Franke K. W., Potter V. R. 1934. A new toxicant occurring naturally on certain samples of foodstuffs. III. Hemoglobine levels observed in white rats which were fed toxic wheat.— J. Nutr., 8, N 5.
Gallagher G. H., Judan J. D., Rees K. R. 1956. The biochemistry of copper deficiency. I. Enzymological disturbances, blood chemistry and excretion of amino-acids.— Proc. Roy. Soc., ser. B, v. 145, N 918.
Gams H., Morton F. 1925. Hohlenpflanzen. Wien.
Garibaldi I. A., Ilichi K. A., Shell N. C., Lewis I. C. 1953. Bacillus megaterium for biosynthesis of cobalamin.— Industr. and Engng Chem., v. 45.
Gauch H., Dugger U. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose.— Plant Physiol., v. 28, N 3.
Gesswagner D., Altman H. 1967. Über die Aufnahme von Metallionen durch Hefe.— Naturwissenschaften, Bd. 54, N 6.
Grant C. A., Thaftvelin B., Christell R. 1961. Retension of selenium by pig tissues.— Medd. veterinarmed anst. Stockholm, 16.
Grlen D. E., Weinert H. 1953. Xanthine oxidase, a molybdoflavoprotein.— Biochim. et biophys. acta, v. 11, N 4, 599.
Gunningham H. M., Broun J. M., Edic N. E. 1953. Molybdenum poisoning of cattle in the Swan River Valley of Manitoba Canad. J. Agric. Sci., 33, N 3.
Gutman A. B. 1951. Some recent advances in the study uric acid metabolism and gout.— Bull. N. Y. Acad. Med., v. 27, N 3.
Haccins B. 1956. Ueber die Belinflussung der Morphogenese pflanzlicher Embryonen durch Lithium-Ionen.— Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 69, N 2.
Halbrook E. R., Gords F., Winter A. R., Sutton T. S. 1950. Vitamin B_{12} production by microorganisms isolated from poultry house litter and droppings.— J. Nutr., v. 41.
Hallgren W., Karlsson K., Weamby G. 1954. Molybden-forgiftming («Molybdenos») hos nötkreatur i Sverigl. Nord. Vetmed., 6.
Hallsworth E. G., Wilson S. B., Greenwood E. A. 1960. Copper and cobalt in nitrogen fixation.— Nature, v. 187, N 4731.
Hamilton J., Beath O. 1964. Amounts and chemical form of selenium in vegetable plants.— J. Agric. and Food Chem., v. 12, N 4.
Hansson E., Jacobson S. 1965. Uptake (Se^{75}) Se-selenomethionine in the tissues of the mouse studied by whole body autoradiography.— Biochim. et biophys. acta, v. 115, N 2.

Hart L. I., Bray R. C. 1967. Improved xanthine-oxidase purification.— Biochim. et biophys. acta, v. 146, N 2, 611.
Hendlin D., Ruger M. 1950. The effect of cobalt on the microbial synthesis of LLD-active substances.— Science, VIII, 541.
Henry T. 1949. The plant alkaloids. London.
Hewitt L. F. 1951. Cell structure of Corynebacterium diphteriae. Effect of cultural conditions on bacteria C cytology.— J. Gen. Microbiol., v. 5.
Holly R. G. 1955. Studies on iron and cobalt metabolism.— J. Amer. Med. Assoc., v. 158, 1349.
Hormones a. the environment. G. K. Benson, J. G. Philips. 1970. Cambridge, Univ. Press.
Howell K. M. C., Davison A. N. 1959. The copper content and cytochrome oxidase activity of tissues from normal and swayback lambs.— Biochem. J., v. 72, N 2.
Howell K. M. C., Davison A. N., Oxberry J. 1964. Biochemical and neuropathological chances in swayback.— Res. Veterin., Sci., v. 5, N 3.
Hueper W. C., Luefle J. H., Link A. M., Johnson M. G. 1952. Experimental studies in metal concerigeneses. II. Experimental uranium cancers in rats.— J. Nat. Cancer Inst., v. 13.
Ilrath W., Palser B. 1956. Responses of tomato, turnip and coffon to variation in boron nutrition.— Physiological responses.— Bot. Gaz., v. 118, N 1.
Jaimet C. H., Thode H. J. 1955. Thyroid function studies on children receiving cobalt therapy.— J. Amer. Med. Assoc., v. 157, 117.
Jones G., Godwin K. 1962. Distribution of radioactive selenium in mice.— Nature, v. 196, N 4861.
Jorgensen H. 1935. Ein Beitrag zur Beleuchtung der hemmenden, Wirkung von Oxydationsmitteln auf proteolitische Enzymtätigkeit.— Biochem. Z., Bd. 280, 1.
Joung R. S. 1956. Cobalt in biology and biochemistry.— Sci. Progr., v. XXLIV.
Kanabrocki E. L., Greco J., Wilkoff L., Weach R. 1957. Comparison of plasma uric acid lewis obtained with five different methods.— Clin. Chem., **3**, N 3.
Kassner R. J., Kamen M. D. 1968. Trace metal composition of photosynthetic bacteria.— Biochim. et biophys. acta, **153**, N 1.
Keller R. F., Bulln W. A., Varner I. E. 1956. Distribution of molybdenum in cell-free preparations of Azotobacter vinelandii.— J. Bacteriol., 73, N 4.
Keller R. F., Carr L. B., Vanner J. E. 1958. Intracellular localization of iron, calcium, molybdenum and tungsten in Azotobacter vinelandii.— Exptl Cell Res., **15**.
Koch O. G., Dedic G. D. 1957. Über den Spurenelementgehalt der Konidien von Schimmeipilzen.— Zbl. Bacteriol., Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg., Bd. 2, N 6—10, 178—182.
Koma Hirochika, Massey V., Palmer G. 1966. The peparation and properties of deflavoxanthine oxidase.— J. Biol. Chem., **244**, N 7.
Kriermier F., Capellari K. 1957. Becomflussung des Xanthin-dehydrase — Gehaltes der Kuhmilch durch den Molybdängehalt des Futters.— Naturwissenschaften, **44**, N 3, 69.
Kriermier F., Capellari K. 1958. Beziechungen zwischen Molybdängehalt und Xanthindehydrogenase-Aktivität in Kuhmilch.— Biochem. Z., Bd. 330, N 2.
Kruckeberg A. R. 1954. The ecology of serpentine soils. Plant species in relation to serpentine soils.— Ecology, v. 35, N 2.
Kupzic J. 1929. Über die Entstehung des Schwefelwasserstoffes in den Schwefelquellen von Kemmern.— Latvijas Arstu Zurnals, N 1/2.
Kuroda R. K., Sandell E. B., 1954. Geochemistry of molybdenum.— Geochim et cosmochim. acta, v. 6. N 1.
La K. N., Subba-Rao M. S. 1953. Role of cooper in crop production.— Trop. Agric., v. 30, N 4—6.
Lakin H. W., Byers H. C. 1948. Selenium occurrence in certain soils in United States, with a discussion of related topics. 7th Rept US Dept Agric. Techn. Bull., N 950.
Lakin H. W. 1961. Geochemistry of selenium in relation to agriculture. Selenium content of soils.— Agriculture Handbook (U.S.A.), N 200.
Leach M. F. 1905—1906. The chemistry of Bacillus coli communis.— J. Biol. Chem., v. 1.
Le Ray E. 1927. L'exigene idealiste et fait d'evolution. Paris.
Levine V. E. 1925. The reducing properties of microorganismus with special reference to selenium compounds.— J. Bacteriol., v. 10, 217.
Lewis A. H. 1943. The teart pastures of Somerset.— J. Agric. Sci., v. 33.
Lockie L. M. 1957. Symposium on gout. Diagnosis.— Metabolism, 6, N 3, 269.
Loeb L. 1945. The biological basis of individuality. Springfield, Baltimore, Ch. C. Thomas.
Lipman J. C., Waksman S. A. 1923. The oxidation of selenium by a new group of autotrophic microorganisms.— Science, **57**, N 60.
Mackler R. Mahler H. R., Green D. E. 1954. Studies on metalloflavoproteins. Xanthine oxidase a molybdoflavoprotein.— J. Biol. Chem., **210**, N 1.
Mahalanobis S. K., Roy R. N. 1954. Effect of selenium en haemoglobin level.— Indian J. Physiol. Allied Sci., 8, N 57.
Mahler H. R., Mackler R., Green D. E., Bock R. M. 1954. Studies on metalloflavoproteins. III. Aldehyde oxidase — a molybdoflavoprotein.— J. Biol. Chem., **210**, N 1.

Maistre J. 1956. Contribution a l'étude de la nutrition minérale de l'arachide. La carence borique et ses effets.— Agron. trop., v. 11, N 3.
Maquinay A., Ramaut J. 1960. La teneur en zinc des plantes du violetum calaminariae.— Naturalistes belg., 41, N 7.
Marston H. R. 1952. Cobalt, copper and molybdenum in the nutrition of animals and plants.— Physiol. Rev., 32, N 1.
Martin G., Lavollay J. 1958. Le chlore, oligoélément in dispensable pour Lemna minor. Experientia, 14, N 9.
Martin G., Lavollay S. 1959. Sur le spécificité de la carence en chlore chez Lemna minor. Recherches sur l'utilité de l'iode.— Compt. rend. Soc. biol., 153, N 7.
McConnell K. P., Cooper B. J. 1950. Distribution of selenium in serum protein and red blood cells after subcutaneous injection of sodium selenate containing radioselenium.— J. Biol. Chem., 183, N 2.
McDaniel L. E., Woodruff H. B. 1954. Verfahren zur Herstellung von Vitamin B_{12}.— Chem. Zbl., Bd. 125.
McMurtrey J. E. 1956. Deficiencies of secondary and micronutrient elements in plants.— Planter, v. 32, N 3.
Mills C. F. 1960. Comparative studies of copper, molybdenum and sulphur metabolism in ruminant and the rat.— Proc. Nutr. Soc., 19, N 2.
Mulder E. G. 1948. Importance of molybdenum in the nitrogen metabolism of microorganisms and higher plants.— Plant and Soil, 1, N 1.
Muller A. F. 1956. L'acide urique et la goutte. Pathologie et biologie.— Arch. biol. med., 32, N 6.
Naik M. S., Das N. B. 1964. Effect of cooper and zinc deficiency on the synthesis of protein and riboflavin by Aspergillus niger.— Indian J. Exptl Biol., 2, N 1.
Neelkantan V., Mehta B. V. 1961. Studies on cooper deficiency and toxicity symptoms in some common crops of Gujarat.— J. Agric. Sci., 56, N 3.
Neyland M., Dunkel P., Schade L. L. 1952. Uptake of cobalt by Proteus vulgaris.— J. Gen. Microbiol., v. 7, 409.
Nickerson W. J., Falcone G. 1963. Enzymatic reduction of selenite.— J. Bacteriol., 85, N 4.
Oertel A. C. et al. 1946. The influence of soil reaction on the availability of molybdenum to subterranean Elover.— Austral. J. Sci., v. 9, N 1.
Olson O. E., Moxon A. L., Whitehead E. 1942. Occurrence of soluble selenium in soils and its availability to plants.— Soil Sci., v. 54, N 1.
Persson H. 1948. On the discovery of Merceya ligulata in the Azores with a discussion of the so-called «cooper mosses».— Rev. bryol. et lichenol., v. 17, 1—4.
Petterson D. S. P. 1960. Influence of cobalt and zinc ions of the growth and porphyrin production of Mycobacterium tuberculosis avium.— Nature, v. 185, 57.
Pichi-Sermolli R. 1948. Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofiolini dell' alta valle del Tevere (Toscana).— Webbia, v. 6.
Ponnamperuma F. N., Bradfield R., Peech M. 1955. Physiological disease of rice attributable to iron toxicity.— Nature, v. 175, N 4449.
Principl P. A., Thornberry H. H. 1952. Effect of cobalt of streptomycin and Vitamin B_{12} by St. griseus.— Phytopathology, v. 42.
Proceedings University of Missouris 1-st Annual Conference on Trace Substances in Environmental Health. Editor D. Hemphill. I — 1967; II — 1968; III — 1969; IV — 1970, V — 1971.
Ramakrishnan C. V. 1956. Effect of addition of cobalt and manganese to the medium in inducing biosynthesis of ascorbic acid in mold.— Naturwissenschaften, Bd. 43, N 15.
Rankama K., Sahama T. 1950. The alkaline-earth metals: calcium, strontium, barium.— In: Geochemistry, Chicago.
Rankama K., Sahama Th. 1955. Geochemistry. Univ. Chicago Press.
Richert D. A., Westerfeld W. W., 1953. Some interrelations of dietary protein, molyblenum, riboflavine and calories on liver and intestinal xanthine oxidase.— Proc. Soc. Exptl Biol. and Med., v. 83.
Richert D. A., Westerfeld W. W. 1954. The relationship of iron to xanthine oxidase.—J. Biol. Chem., v. 209, N 1.
Rosenfeld J. 1962. Biosynthesis of selenocompound from inorganic selenium by sheep.— Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med., v. 111, N 3.
Rosenfeld J., Beath O. 1964. Selenium. Geobotany, biochemistry, toxicity and nutrition.— N. Y.— London, Acad. Press.
Roussos G. G., Morrow B. H. 1966. Bovine intestinal xanthine oxidase: a metalloflavoprotein containing iron, copper and flavin adenine dinucleotide.— Arch. Biochem. and Biophys., v. 114, N 3.
Roussos G. G. 1967. Xanthine oxidase from bovine small intestine.— In: Methods in Enzymology, v. XII, Nucleic Acids. Part A. N. Y., Acad. Press.
Rune O. 1953. Plant life in serpentines and related rocks in North Sweden.— Acta phytogeogr. Suecica, v. 31.
Russell B. S., Duncan D. L. 1956. Minerals in pasture: deficiencies and excesses in relation to animal health. 2 ed. Cambridge.
Russo F., Raciti G. 1956. La carenza di microelementi nutritivi negli agreemi. Notiz. in alatt. piante, N 37—38.

Sarosiek J. 1958. Zawartosc chromu a karlowatosc u Senecio viscosus L., Acta Soc. bot. Polon., **27**, N 1.
Sarosiek J., Klys B. 1962. Badarnia nad zawartoscia cyny w roslinach i glebie Sudctow.— Acta Soc. bot. Polon., **31**, N 4.
Schapman T., Nammons S. 1963. Some observations concerning uranium content of ingesta and excreta of cattle.— Health Phys., 9, N 1.
Schaw W. H. R. 1960. Studies in biogeochemistry. A biogeochemical period table.— Geochim. et cosmochim. acta, 19, N 3.
Schutte K. H. 1964. The biology of the trace elements, their role in nutrition. London.
Schwickerath M. 1931. Das Violetum calaminariae der Zinboden in der Umgebung Aachens.— Beitr. Naturdenkmalpfl., Bd. 14.
Seegmiller J. E. 1957. Metabolic and clinical aspect of gout.— Amer. J. Med., v. 22.
Shacklette H., Hansford T. 1964. Flower variation of Epilobium angustifolium L. growing over uranium deposits.— Canad. Field Naturalist., 78 (1).
Shrift A., Kelly E. 1962. Adaptation of Escherichia coli to selenate.— Nature, v. 195, N 4842.
Sisler E., Dugger U., Gauch H. 1956. The role of boron in the translocation of organic compounds in plants.— Plant Physiol., v. 31, N 1.
Smith P. F., Specht A. W. 1953. Heavy-metal nutrition and iron chlorosis of citrus seedlings.— Plant Physiol., v. 28, N 3.
Smith B., Roe J. 1949. The photometric method for the determination of α-amylase in blood and urine, with use of tne starchiodine color.— J. Biol. Chem., v. 179, N 1, 53.
Stanford G. W., Olson O. E. 1939. The effect of low concentration of selenium upon the growth of grain.— South Dakota Acad. Sci., v. 19, N 1.
Starkey R. L. 1955. Relations of micronutrients to development of microorganisms.— Soil Sci., 79, N 1, 1—14.
Steinberg R. A. 1920. Effect of zinc and iron compared growth of Aspergillus.— Bot. Gas., **70**.
Siellwaag F. 1953. Eingenartige Blattverforbungen an Reben.— Dtsch. Weinbau, Bd. 8, N 21.
Suess E. 1875. Die Entstehung der Alpen.
Talbott J. H. 1955. The metabolic defect of gout.— Med. Clin. North America, **39**, N 2.
Tosic I., Mitchell R. L. 1948. Concentration of cobalt by microorganisms and its relation to cobalt deficiency in sheep.— Nature, **162**, 552.
Tother J. R. et al. 1953. Evidence that molybdenum is a non-dialyzable component of xanthine oxidase.— Science, **118**, 555.
Tother J. R., Moseley F. T. 1953. Influence on the concentration of iron on the production the fluorescin by Pseudomonas aeruginosa.— J. Bacteriol., v. 65, N 1.
Trelease S. F., Trelease H. M. 1938. Selenium as a stimulating and possibly essential element for certain plants.— Science, v. 87, N 2247.
Trelease S. F., Beath O. A. 1949. Selenium, its geological occurrence and its biological effects in relation to botany, chemistry, agriculture, nutrition and medicine.— N. Y., Champlain Printers.
Trumble H. C. 1950. Trace elements and phosphate in herbage plant nutrition.— In: Symposium on Copper Metabolism. Baltimore, Johns Hopkins University Press.
Underwood E. J. 1972. Trace elements in human and animal nutrition. N. Y., Acad. Press.
Uozumi M., Hayashikawa R., Piette Z. H. 1967. ESR and crystallization studies of iron-free xanthine-oxidase.— Arch. Biochem. and Biophys., v. 119.
Vergnano O. 1958. Sul determinismo delle morfosi della vegetazione sui terreni serpentinosi attraverso l'analisi della nutrizione minerale.— Atti Accad. naz. Lincei Rend. Cl. sci. fis. math. e natur, t. 24, N 5.
Voisin A. 1959. Sol Herbe Cancer. La Santé de l'animal et de l'homme depend de l'équilibre du sol. Paris.
Wadleigh C., Shive J. 1939. The microchemical study of the effects of boron deficiency in cotton seedlings.— Soil Sci., v. 47, N 1.
Walker D. G. 1961. Citric acid cycle in osteobleasts and osteoclasts. A histochemical study of normal and parathormonetested rats.— Bull. Johns Hopkins, Hospital, 108, 2.
Warren H. 1960. Health and geology. Western Miner. and Oil Rev. August.
Warren H. 1972. Geology a. Medicine.— Western Miner. and Oil Rev. September.
Watkinson J. H. 1962. Soil selenium and animal Health.— Trans. Joint Meeting Comm. IV and V. Internat. Soc. Soil Sci. New Zealand, **149**.
Wegner W. S., Romano A. H. 1963. Zinc stimulation of RNA and protein synthesis in Rhizopus nigricans.— Science, v. 142, N 3600.
Weyers H. A., Van de Kamer G. H., Dicke W. K., Jjsseling J. 1961. Diarrhoca caused by deficiensy of sugar splitting enzymes 1.— Acta paediatr., **50**, 1.
Whitakker R. H. 1954. The ecology of serpentine soil. The vegetation response to serpentine soils.— Ecology, v. 35, N 2.
Williams K. T., Byers H. G., Lakin H. W. 1940. Selenium occurrence in certain soils in the United States with a discussion of related topics.— 4-th Rept. U. S. Dept Agric. Techn. Bull., N 702.
Williams R. J. 1958. Biochemical individuality. N. Y., John Wiley. a. Sons.
Williams R. P., Green I. A., Rappoport D. A. 1956. Evidence for the incorporation of iron and calcium into the pigments of Serratia marcescens.— Sci., **123**, N 3209.

Winder F., Deneny J. M. 1959. Effect of iron and zinc on nucleic acid and protein synthesis on Mycobacterium segmatis.— Nature, **184**, N 4687.
Wood T. R., Hendlin D. 1952. Process for production of vitamin B_{12}, US Patent, 2, 595.
Woodbridge C. G. 1955. The boron requirements of stone fruit frees. Canad. J. Agic. Sci. **35**, N 3.
Wyngaarden J. B. 1957. Intermediary metabolism and the metabolic defects of gout.— Metabolism, v. 6, N 3.
Wyngaarden J. B., Blair A. E., Hilley L. 1958. On the mechanism of overproduction of uric acid in patients with primary gout.— J. Clin. Invest., v. 37, N 4.
Zacham-Christiansen B. 1957. The variations in serum uric acid during 24 hours and from day to day. Scand.— J. Clin. and Lab Invest., v. 9. N 3.
Zalocor M. 1953. Reduction of selenite by Neurospora.— Arch. Biochem. and Biophys., v. 44.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

I.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Глава 1. Геохимическая экология и ее задачи 5
Глава 2. Естественная химическая мозаичность биосферы 14
Глава 3. Химический элементарный состав организмов 18
Глава 4. Биогеохимическая пищевая цепь 23
Глава 5. Пороговые концентрации химических элементов 26
Глава 6. Взаимоотношения микроэлементов при действии их на организм . 41
Глава 7. Геохимическая экология микроорганизмов 44
Глава 8. Геохимическая экология растений 72
Глава 9. Реакции животных и человека на геохимические факторы среды . 88

II.

БИОГЕОХИМИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

Глава 10. Регионы и субрегионы биосферы 106
Глава 11. Биогеохимическое картографирование 133

III.

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНЫХ СУБРЕГИОНОВ БИОСФЕРЫ

Глава 12. Геохимическая экология организмов в условиях борных субрегионов биосферы 143
Глава. 13. Геохимическая экология организмов в условиях недостатка меди, избытка молибдена и сульфатов 154
Глава 14. Геохимическая экология организмов в условиях стронциево-кальциевых субрегионов биосферы Забайкалья и Таджикистана 169
Глава 15. Геохимическая экология организмов в субрегионах биосферы с повышенным содержанием в среде молибдена 198
Глава 16. Геохимическая экология эндемического зоба 214
Глава 17. Геохимическая экология организмов в условиях урановых субрегионов биосферы Иссык-Кульской котловины 229
Глава 18. Геохимическая экология организмов в условиях субрегиона биосферы, обогащенного селеном 252

IV.

ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Глава 19. Значение геохимической экологии для сельского хозяйства, ветеринарии, медицины, геологии 265
Литература 281

Виктор Владиславович Ковальский

ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Утверждено к печати
Ордена Ленина Институтом геохимии
и аналитической химии им. В. И. Вернадского
Академии наук СССР

Редактор издательства *В. С. Ванин*

Художественный редактор *С. А. Литвак*

Художник *Э. Л. Эрман*

Технические редакторы *И. Н. Жмуркина* и *Л. И. Куприянова*

Сдано в набор 20/III 1974 г. Подписано к печати 8/VIII 1974 г.
Формат 70×108¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Усл. печ. л. 27,
Уч.-изд. л. 27,3. Тираж 2400. Т-13127. Тип. зак. 308.

Цена 1 руб. 99 коп.

Издательство «Наука»
103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
Вклейка рис. 2 к стр. 22—23	Текст слева от рис. 2 34 сн.	Te 9.1	**Te .91**
201	17 св.	*n*. $^{-3}$%	*n*. 10^{-3}%
298	2 сн.	*Zalocor*	*Zalocar*

В. В. Ковальский